This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung

Ludwig Plate

Digitized by Google

Digitized by Google

Science Library
QH
366
.P72
1908

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

SELECTIONSPRINZIP

UND

PROBLEME DER ARTBILDUNG

EIN HANDBUCH DES DARWINISMUS

VON

DR. LUDWIG PLATE

PROFESSOR DER ZOOLOGIE AN DER LANDWIRTSCHAFTL. HOCHSCHULE
UND AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

DRITTE, SEHR VERMEHRTE AUFLAGE

MIT 60 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908

Digitized by Google

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung, werden vorbehalten.

Digitized by Google

Vorwort zur dritten Auflage.

Die vorliegende neue Auflage ist sehr erheblich vermehrt worden, wie schon der äußere Umstand beweist, daß sie ungefähr den doppelten Umfang der vorigen Ausgabe besitzt. Trotzdem sind keine prinzipiellen Änderungen vorgenommen worden, sondern ich vertrete nach wie vor den Standpunkt des Altmeisters Darwin und seines bedeutendsten Nachfolgers, E. Haeckel, daß das Selectionsprinzip mit der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften sich verbünden muß, um eine befriedigende Erklärung nicht nur der Anpassungen, sondern auch der übrigen descendenz-theoretischen Erscheinungen der Organismen zu bieten. Nicht die utrierte Weismann-sche Auffassung führt zum Ziel, sondern die Theorie der natürlichen Zuchtwahl bedarf der Unterstützung durch diejenigen Lamarckschen Ideen, welche sich kausalmechanisch begründen lassen. Im einzelnen bezieht sich die inhaltliche Erweiterung dieser Auflage auf folgendes. Am Schluß der größeren Abschnitte habe ich die wichtigsten Gedanken kurz zusammengefaßt, um eine rasche Orientierung zu ermöglichen. Die Zahl der Beispiele, die allen Gebieten der Zoologie und vielfach auch der Botanik entlehnt wurden, ist erheblich vermehrt worden, damit der Leser stets den Zusammenhang zwischen den theoretischen Erörterungen und den Tatsachen herausfühlt. In die Übersicht der Anpassungen wurden die Kategorien der arterhaltenden und der ontogenetischen Zweckmäßigkeit aufgenommen und mit Beispielen belegt. Das Verhältnis der künstlichen Zuchtwahl zur natürlichen ist sehr ausführlich geschildert worden, da die meisten Zoologen der praktischen Tier- und Pflanzenzucht zu fern stehen, um dem irrigen Einwand begegnen zu können, daß beide Gebiete nur äußerliche Berührungspunkte darbieten. Ebenso haben die Abschnitte über sprungartige Evolution und die verschiedenen Formen des Kampfes ums Dasein eine erhebliche Vergrößerung erfahren.

Das jüngste Kind der Selectionslehre, die Mutationstheorie von de Vries, war in der vorigen Auflage zu kurz gekommen; daher habe ich jetzt sehr ausführlich zu ihr Stellung genommen, um der

181698

Digitized by Google

großen Überschätzung, welche sie in weiten Kreisen, namentlich bei Botanikern, aus Unkenntnis der Anschauungen Darwins gefunden hat, wirksam entgegenzutreten. Abgesehen vom Vererbungsproblem, stimmt diese Theorie in allen Hauptmomenten mit Darwins Ansichten überein und bietet daher für die Abstammungslehre nichts Neues, und alles was de Vries so hartnäckig gegen Darwin behauptet, beruht nur auf Mißverständnissen und auf völliger Verkennung des englischen Forschers, dessen Werke de Vries offenbar ganz ungenügend studiert hat. Das Kapitel über Vererbung ist neu hinzugekommen, um einerseits die Frage nach der Übertragung erworbener Veränderungen sorgfältig zu prüfen und im bejahenden Sinne zu beantworten, und um anderseits eine Übersicht der neueren Vererbungsexperimente und ihrer Bedeutung für die Entwicklungslehre zu geben. Endlich habe ich in dieser Auflage den Lamarckismus und den Vitalismus eingehend und kritisch berücksichtigt. Die Anschauungen des genialen Franzosen sind so heterogener Natur, daß sie gegenwärtig nur teilweise aufrecht erhalten werden können; ihre vitalistischen Elemente sind ebenso wie der moderne, in sich völlig widerspruchsvolle Vitalismus abzulehnen, da sie entweder mit den Tatsachen nicht übereinstimmen oder metaphysischer Natur sind. Diese wesentlichen Erweiterungen haben mich veranlaßt, das vorliegende Werk auf dem Titelblatt als ein »Handbuch des Darwinismus« zu bezeichnen, wofür der Haupttitel etwas kürzer als früher gefaßt werden konnte, in der Hoffnung, allen Forschern auf diesem Gebiete ein Führer und Wegweiser durch das Labyrinth der Gedanken und durch die fast unübersehbare große Literatur zu sein. Das Schriftenverzeichnis wurde im Juli 1907 abgeschlossen. Neu hinzugekommen sind 60 Textfiguren, welche ich teils meiner Frau, teils dem Entgegenkommen des Verlegers verdanke. Beiden sei hierfür herzlichst gedankt.

Berlin, Dezember 1907.

L. Plate.

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung . . . . . 1—4
Übersicht über den Darwinismus 5—8.

I. Kapitel: Die gegen den Darwinismus erhobenen Einwände . . . . . 9—157

A. Unwesentliche Einwände.

Erster Einwand: Die organische Zweckmäßigkeit ist kein Forschungsproblem . . . . . 9—29
Unterschied zwischen Organismen und toter Materie 11. Klassifizierung der organischen Zweckmäßigkeit 13—21. Aktive und passive Anpassungen 21—26 Zusammenfassung 29.

Zweiter Einwand: Der Darwinismus erklärt nicht den Ursprung der Variationen. . . . . 29—35
Variabilität ebenso wichtig wie Zuchtwahl 32. Selection nicht nur ein negativer Faktor 34. Zusammenfassung 35.

Dritter Einwand: Künstliche und natürliche Zuchtwahl lassen sich nicht vergleichen . . . 36—56
Gegensätze und Ähnlichkeiten zwischen beiden 36—43. Bedeutung der künstlichen Zuchtwahl 43. Methoden der künstlichen Selection 44—46. Steigerung durch Isolation 47—49. Dauer der Steigerung 49—51. Grad der erzielten Erblichkeit 52—54. Künstliche Selection rascher wirksam als natürliche 54. Zusammenfassung 55, 56.

Vierter Einwand: Organisationsmerkmale sind konstanter als adaptive . . . . . 56—60

Fünfter Einwand: Komplizierte, aber sprungartig entstandene Organe . . . . . 60—65

Sechster Einwand: Der Kampf ums Dasein wirkt nicht züchtend . . . . . 65—71

Siebenter Einwand: Die individuellen Variationen schaffen nichts wirklich neues . . . . . 71—76
Darwins Ansichten über Variabilität 71, 72; entstellt durch de Vries 73—75.

B. Wesentliche Einwände.

Achter Einwand: Kleine Unterschiede können keine Auslese bewirken. Der Darwinismus erklärt nicht die Fortbildung der noch nicht nützlichen Anfangsstadien. . . . . 76—121

Digitized by Google

Seite

Begriff des Selectionswertes 78. Schwierigkeit den Nutzen zu erkennen 79—81. Kleine, aber trotzdem selectionswertige Unterschiede: in dem Bau der Organe 82—84; in der Widerstandskraft 84—87; in der Fruchtbarkeit 87—90. Hilfsprinzipien zur Erlangung des Selectionswerts 90—120:

a) Korrelation 90—93;
b) Funktionswechsel 93—95;
c) Wechsel der Existenzbedingungen 95—96;
d) Universell anpassungsfähige Organe 96;
e) Gebrauchswirkung 96—99;
f) Orthogenese 99—102;
g) Sprungevolution: Begriff und Kennzeichen der diskontinuierlichen Variationen 103—106; Verhältnis der diskontinuierlichen Variabilität zur Sprungevolution 106—108; Heterogenetiker: Kölliker 108—112, Emery 112—113, Bateson 113, Jaekel 114, Eimer 114, Nussbaum 115; Vorkommen und Charakter der Sprungvariationen 115—119; ihre Bedeutung für die Selection und Phylogenie 118—120; Zusammenfassung 120—121.

Neunter Einwand: Der Prozeß der Auslese läßt sich nicht in den Einzelheiten verfolgen . . . 122—131

Untersuchungen über experimentelle oder natürliche Elimination 125—131. Zusammenfassung 131.

Zehnter Einwand: Selectionslehre als Zufallstheorie . . . . . 131—157

Bedeutung des Wortes Zufall 131—134.

Unter-Einwand A: Warum ist die jeweilig nötige Variation vorhanden? . . . . . 134—144

Derselbe Selectionswert erzielt durch verschiedene Mittel 136—138. Entstehung der Blattschmetterlinge 139—143.

Unter-Einwand B: Das Problem der Coaptationen . . 144—155

Begriff der Coaptation 145. Harmonische Abänderung der Haustiere 145. Standpunkt der Lamarckianer 146; von Weismann 147—153. Entscheidung nicht möglich 154. Wechselanpassungen 155. Zusammenfassung 155—157.

II. Kapitel: Die Formen des Kampfes ums Dasein und der Auslese . . . . . 157—198

Begriff und Umfang des Kampfes ums Dasein 157—160. Einteilung der natürlichen Elimination 161. Katastrophale Elimination 161—165. Personalelimination bedingt natürliche Zuchtwahl 166. Konstitutionalkampf 167—171. Interspezial- bzw. Intervarietalkampf 171—183. Übersicht der Formen 175. Verdrängung geleugnet 176—181. Soll nicht züchten 181—183. Intraspezialkampf 183—188. Gleichzeitigkeit der verschiedenen Kampfformen 188. Ihre Intensität 189. Oberes und unteres Eliminationsgebiet 191—193. Andre Einteilungen (Askenasy 194, Gulick 194—197, Kassowitz 197, Weismann 198).

Digitized by Google

Seite

III. Kapitel: Die Hilfstheorien der natürlichen Zuchtwahl 198—322

1. Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl und andre Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere . . . . . 198—242

Kennzeichen der sekundären Geschlechtscharaktere 198. Einteilung derselben 200—206. Darwins Theorie. 1. Die Entstehung der männlichen Kampforgane 207—209. 2. Entstehung der Erregungsorgane 209—225. A. Bedenken gegen Darwin 210—224. Ergebnis 224, 225. B. Andre Theorien 225—241. Korrelationstheorie und Kastration 226—231. Gegensätzliche Konstitution der Geschlechter 232—239. Erklärung von Spezialfällen 240—241. Zusammenfassung 241.

2. Rouxs Theorie vom züchtenden Kampf der Teile . . . . 242—253

Bedeutung der Theorie 244. Trophische Reizbarkeit eine unerklärte Elementareigenschaft 247. Kein Intralkampf in der Ontogenie 247—251. Kein züchtender Intralkampf bei Neubildungen 252.

3. Panmixie und die Erklärung der rudimentären Organe . . 254—271

A. Langsame Rudimentation: Nichtgebrauch 256. Ungünstige Faktoren, umgekehrte Selection 258. Ökonomie der Ernährung 259. Erlöschen der Vererbungskraft und Ontogenie der rudimentären Organe 261—264. B. Plötzliche Rudimentation 264. Panmixie bewirkt Degeneration 266, aber nicht Rndimentation 267—270. Zusammenfassung 270, 271.

4. Weismanns Hypothese der Germinalselection . . . . . 272—283

5. Die Mutationstheorie von de Vries . . . . . 283—322

A. Allgemeines 283—293. B. Spezielles: Die Oenothera-Kulturen 293. Gesetze des Mutierens 300. Descendenztheoretische Bedeutung 301. Vieldeutigkeit des Wortes »Mutation« 311. Übersicht der organischen Variationen 315. Gliederung des Artbegriffs 317. Zusammenfassung der Kritik 321.

IV. Kapitel: Die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl: Erblichkeit, Variabilität und Isolationsmittel 322—416

I. Erblichkeit . . . . . 323—372

A. Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften . . . . . 323—356

Begriff und Nachweis derselben 324. Vorstellbarkeit und Vererbungshypothese 328. Beispiele für Vererbung durch Simultanreize: Temperaturexperimente 337—343, Schlafbewegung von Acacia 343. Vererbung durch somatische Reizleitung: Pleuronectiden 344, rudimentäre Organe 346. Somatische Vererbung als wahrscheinlich erschlossen aus: Coaptationen aktiver Organe 349, onto-phylogenetischem Parallelismus 353. Zusammenfassung und Grenzen der somatischen Vererbung 355.

B. Vererbungsgesetze bei Kreuzungen . . . . . 356—372

Digitized by Google

Seite

I. Kreuzung nahverwandter Formen.
Übersicht 359. Mutationskreuzungen 359. MENDELsche Regel 360. Weite Verbreitung derselben 363. Vorausbestimmung der Dominanz 364. Descendenztheoretische Bedeutung der MENDELschen Regel 366. Abweichungen (Mosaikvererbung, Zeatypus, intermediäre Vererbung) 368—370.
II. Kreuzung fernerstehender Formen 370.
Zusammenfassung 371.

II. Variabilität . . . . . 372—396
A. Autogenese und Ectogenese. . . . . 374—393
Selection und bestimmt gerichtete Variabilität 375. Orthevolution 376. Gegensatz zwischen Auto- und Ectogenese 377—382. Begriff und Umfang der Orthogenese 383—388. Tatsachen der Orthevolution 388—393.
B. Entwicklung einer Singularvariation zu einer Pluralvariation . . . . . 394—396
III. Isolationsmittel . . . . . 396—416
A. Geographische Isolation . . . . . 396—398
B. Isolation auf demselben Wohngebiete . . . 398—416
Biologische Isolation 398. Sexuelle Isolation 402. Physiologische Selection 403. Schwäche der Bastarde 406. Rassegefühl 407. Mechanische oder chemische Kreuzungsunmöglichkeit 409. Selection und Kreuzungssterilität 411. Zusammenfassung und Verhältnis der geographischen zur biologisch-sexuellen Isolation 412.
V. Kapitel: Die Tragweite und die Grenzen der Darwinschen und der Lamarckschen Faktoren . . . . . 417—464
1. Dreifache Wirkung des Kampfes ums Dasein:
extensiv 418, konservativ 419, selectiv 419.
2. Begriff der Anpassung und »primäre Zweckmäßigkeit« . . 421—426
3. Direkte und indirekte Anpassungen . . . . . 426—437
Polytrope Anpassungen 427. Rückschlag 429. Ererbte Variationsbreite 430. Vertreter der direkten Anpassung 432. Gegner 434. Eigner Standpunkt 435.
4. Die verschiedenen Versuche zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit . . . . . 437—464
Theologische Erklärung 438. Vitalistische Erklärung 439—449. Lamarckismus 449—457. Vieldeutigkeit des Begriffs Lamarckismus 449. Anerkennung des mechanischen, Ablehnung des vitalistischen Lamarckismus 452. Verhältnis des Funktions-Lamarckismus zur Selection 453. Die DARWINsche Erklärung durch natürliche Zuchtwahl 457. Schlußbemerkungen über Selection 461.
Schlußwort . . . . . 464—467
Literatur-Verzeichnis . . . . . 468—484
Autoren- und Sachregister . . . . . 485—493

Digitized by Google

Fast ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seitdem Darwins epochemachendes Werk über die Entstehung der Arten erschienen ist. Jeder Gebildete weiß, welchen gewaltigen Einfluß dieses Buch ausgeübt hat, wie es das Dogma von der Konstanz der Art beseitigte, die Abstammungstheorie zur allgemeinen Anerkennung brachte, eine umfangreiche Literatur auf dem Gebiete der Zoologie und Botanik hervorrief und den so fruchtbaren Gedanken der Entwicklung in viele andre Wissensgebiete, in die Sprachforschung, Anthropologie, Soziologie und in Zweige der Philosophie hineintrug. Ja, auch in die breiten Massen des Volkes sind die Lehren Darwins eingedrungen. Seine Ansichten sind populär geworden, in dem guten Sinne, daß sie weite Kreise zum Nachdenken über naturwissenschaftliche Probleme anregten, aber auch in dem schlechten, daß der »Kampf ums Dasein« zum Schlagwort, zur Phrase wurde, mit der man spielend die schwierigsten Fragen glaubte lösen zu können. So könnte es leicht scheinen, als ob der Darwinismus die höchsten Triumphe gefeiert habe, welche einer naturwissenschaftlichen Theorie überhaupt beschieden sein können, als ob Darwin in dieser Hinsicht glücklicher gewesen sei als ein Kopernikus, ein Galilei oder ein Newton. Diese Annahme wäre irrig. Wenige Theorien haben so viel Widerspruch erfahren wie die Darwinsche Lehre von der natürlichen Zuchtwahl. Seit ihrem ersten Auftreten haben sich zahlreiche Forscher gegen sie ausgesprochen, und zwar nicht nur Theologen, Philosophen und Literaten aller Art, auf deren ohne Sachkenntnis abgegebenes Urteil die Fachleute schließlich nicht allzuviel Wert zu legen brauchen, sondern aus den Kreisen der Biologen selbst sind dieser Lehre energische Gegner erstanden, und zwar waren es zum Teil Männer, deren Namen in der Wissenschaft einen guten Klang haben, wie z. B. Bronn, Kölliker, Nägeli, K. E. von Baer, Eimer. In dem letzten Jahrzehnt hat dieser Widerstand nicht geruht. Ich denke hier nicht an die maß- und taktlosen Ausfälle von Fleischmann (1903), Dreyer und

Digitized by Google

Driesch[1]), denn wer eine so leidenschaftliche Sprache führt, der zeigt damit nur an, daß ihm die nötige Objektivität zur Beurteilung einer wissenschaftlichen Theorie fehlt. Ich habe vielmehr Gelehrte wie Haacke, Pfeffer, Delage, Wolff, Kassowitz, Jaekel, Eimer, Goette, Cunningham, Korschinsky, K. C. Schneider, Pauly u. a. im Auge, welche den Darwinismus in wissenschaftlicher Form bekämpfen, mehr oder weniger unverblümt von einer »Ohnmacht« der Naturzüchtung reden und die außerordentliche Bedeutung, welche der Kampf ums Dasein als treibender, die Organismen zu immer neuen Lebensweisen zwingender Faktor und die Selection als richtendes Prinzip der Entwicklung besitzen, leugnen oder auf ein Minimum herabsetzen und nur zugestehen, daß die Darwinschen Faktoren die Art durch Ausmerzung aller pathologischen Individuen unter Umständen auf der Höhe der Anpassung erhalten. Es ist nicht zu verkennen, daß die Wertschätzung des Darwinismus gegenwärtig im Sinken begriffen ist, und daß mancher Gelehrte von Ruf die Fahne im Stich läßt, welche er bis dahin hoch und in Ehren gehalten hat; ja wenn man liest, daß der Ordinarius der Zoologie in Erlangen, Prof. Fleischmann, Vorlesungen über den »Zusammenbruch der Descendenzlehre« in einer ausführlichen Schrift (1901) veröffentlicht hat, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, diese Oppositionsbewegung fange an, noch auf weitere Gebiete sich auszudehnen. Die folgenden Ausführungen sollen der Überzeugung Ausdruck verleihen, daß der Darwinismus kein überwundener Standpunkt ist, sondern nach wie vor helles Licht ausstrahlt auf ein sonst so gut wie unverständliches Gebiet, auf die Entstehung der so unendlich mannigfaltigen Anpassungen. Da mir aber als Referenten und Kritiker die Pflicht obliegt, möglichst unparteiisch zu sein, so sollen sie ferner dazu dienen, alle wichtigsten Gedanken, welche für oder gegen die

[1]) Siehe Driesch im Biolog. Centralblatt 1896 S. 355: »Der Darwinismus gehört der Geschichte an, wie das andre Kuriosum unsres Jahrhunderts, die Hegelsche Philosophie; beide sind Variationen über das Thema: wie man eine ganze Generation an der Nase führt und nicht gerade geeignet, unser scheidendes Säkulum in den Augen späterer Geschlechter besonders zu heben.« Neuerdings spricht Driesch sogar von einer »Degeneration des Gehirns der Darwinisten«. Nicht minder taktlos drückt sich Fleischmann (1903) aus; auf S. 321 hält er es für die Pflicht jedes Naturforschers, seine Mitmenschen dringend vor der »krankhaften Verderbtheit der Modetheorie« zu warnen und behauptet (S. 366) weiter, daß der Darwinismus viele tüchtige Gelehrte »zur Unaufrichtigkeit des Denkens« geführt habe. An einer andern Stelle schreibt er, daß »Darwins Lehre die Menschen aus dem Zeitalter der Aufklärung in eine längst entschwundene Vergangenheit versetzen und sie mit Märchen und Wundern (sic!) abspeisen will«. Vgl. hierzu meine Kritik (Plate, 1903).

Digitized by Google

Selectionslehre geäußert sind, zusammenzustellen und kritisch zu würdigen. Ich bin dabei nach bestem Gewissen sine ira et studio vorgegangen, aber es war selbstverständlich nicht möglich, alle gemachten Einwände zu berücksichtigen. Sehr viele entspringen ungenügenden Vorkenntnissen[1]) und brauchen deshalb nicht berücksichtigt zu werden. Eine nicht geringe Zahl von Gegnern geht ferner von der völlig irrigen Voraussetzung aus, die Selectionslehre maße sich an, die Grundeigenschaften der lebendigen Substanz (Assimilation, Atmung, Reizbarkeit, Gesetz der Symmetrie und der Korrelation, Variabilität, Vererbung) erklären zu können, während doch ihre **einzige Aufgabe darin besteht, die Entstehung der zweckmäßigen Einrichtungen, soweit sie nicht Elementareigenschaften sind oder auf die Lamarckschen Faktoren zurückgeführt werden können, verständlich** und die Divergenz der Arten begreiflich zu machen. Es ist daher ein unrichtiger Standpunkt, dem Darwinismus immer wieder zum Vorwurf zu machen, daß er die indifferenten und die schädlichen Merkmale nicht zu erklären vermag. Daß er dies nicht kann, ist selbstverständlich, da das Selectionsprinzip über den Ursprung der Variationen überhaupt nichts aussagt. Ich habe daher alle Bedenken, welche diesem Irrtum entstammen, ferner diejenigen, welche sich gegen die Descendenzlehre im allgemeinen richten, unberücksichtigt gelassen. Dagegen schien es mir unerläßlich, zum Problem der Vererbung und zu den Hilfstheorien der Selectionslehre (Geschlechtliche Zuchtwahl, Kampf der Teile im Organismus, Panmixie, Germinalselection und Mutationstheorie) Stellung zu nehmen, da nur so die Frage nach der Tragweite der Darwinschen Faktoren einigermaßen erschöpft werden kann. Eine Kritik der Weismannschen Anschauungen war nicht

---

[1]) Um nur ein Beispiel hier anzuführen, so behauptet A. Pauly (1902 und 1905, S. 335), jede zweckmäßige Reaktion komme dadurch zustande, daß der Organismus sich zunächst ein »Urteil« darüber bilde, wie er in einem gegebenen Falle zu handeln habe. Wenn das Auge accommodiert oder auf grelles Licht mit dem Pupillarreflex antwortet, oder wenn die Knochenspongiosa die Bälkchen nach den Richtungen des stärksten Druckes und Zuges anordnet, so sollen die betr. Zellen sich ein Urteil gebildet und auf Grund desselben zweckmäßig reagiert haben. Pauly ignoriert also einfach die Grundtatsache der Physiologie, daß die Reflexe unwillkürlich und ohne Intelligenz verlaufen. — Ebensowenig verdient der Einwand von de Vries und Pauly Beachtung, daß die geologischen Zeiträume zu kurz gewesen seien, um den recenten Formenreichtum durch Anhäufung kleiner Variationen erzeugen zu können, denn es ist klar, daß wir weder über die Dauer derselben noch über das Tempo der phyletischen Differenzierung uns ein nur annähernd sicheres Urteil gestatten können. Wir wissen nur, daß die Geologie mit sehr langen Epochen rechnet, und daß der Mensch in sehr kurzer Zeit beträchtliche morphologische Umgestaltungen vollbringt.

Digitized by Google

möglich ohne eine eingehende Erörterung des Einflusses der Lamarck-schen Faktoren auf die Entstehung der Arten, und ebenso habe ich mich bemüht im Kapitel über die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl die Anschauungen über orthogenetische Evolutionsrichtungen und über das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften sowie die Ergebnisse der Vererbungsexperimente kritisch zu würdigen. Die Bedeutung des Selectionsprinzips läßt sich nicht abschätzen, ohne eine Berücksichtigung aller dieser Momente, welche bei der Entstehung der Arten in Frage kommen können, denn ein Fortschritt ist gegenwärtig auf diesem Gebiete nicht dadurch möglich, daß man einen Gesichtspunkt bis in seine feinsten Details ausarbeitet, sondern nur durch eine objektive Würdigung und Abwägung aller Anschauungen; in der Regel liegt ihnen allen ein Körnchen Wahrheit zugrunde. So hoffe ich, keine wichtige Seite des großen Problems der Artbildung unberücksichtigt gelassen und ein brauchbares »Handbuch des Darwinismus« geschaffen zu haben. Unter Darwinismus verstehe ich stets die biologischen Anschauungen von Ch. Darwin, deren wesentliche Bestandteile bekanntlich das Selectionsprinzip und der Lamarckismus waren. Es gibt ein falsches Bild von dem englischen Meister, wenn man, wie es häufig geschieht, unter Darwinismus nur den Selectionismus versteht.

Das vorliegende Buch, welches hier in weit ausführlicherer Weise das Thema behandelt, als es in den ersten beiden Auflagen möglich war, ist nicht geschrieben, um zu verdammen und zu kreuzigen; es soll nicht noch mehr Öl in das leidenschaftliche Feuer der Polemik gießen, sondern es soll die feindlichen Heerlager, die sich um die Losungsworte: »Hie Allmacht«, »Hie Ohnmacht« der Naturzüchtung scharen, eher versöhnen, die Gegensätze ausgleichen und des Altmeisters Darwins Meinung wieder zu Ehren bringen, daß die Selection zwar nur ein Faktor neben andern in der Entwicklung der organischen Welt ist, aber ein überaus wichtiger. Ein umfangreiches Literaturverzeichnis[1]), sowie ein Sach- und Autorenregister, bilden den Schluß des Buches, doch bemerke ich, um Mißverständnissen vorzubeugen, daß das erstere absichtlich nicht alle mir bekannten, seit 1880 erschienenen Schriften enthält. Ich hätte es leicht um 150 Nummern vermehren können, wenn ich viele Arbeiten, namentlich Vorträge und kompendienartige Zusammenstellungen, welche aber hinsichtlich der Selection nichts Neues bringen, hätte

[1]) Auf dieses verweisen die Jahreszahlen, welche im Text hinter den Namen der Autoren stehen.

Digitized by Google

aufnehmen wollen. Ich halte es aber für richtiger, daß die Aufmerksamkeit der Fachgenossen nicht immer wieder auf bedeutungslose Schriften hingelenkt wird.

Für diejenigen Leser, welche sich mit unserm Gegenstande noch nicht beschäftigt haben, gebe ich zunächst eine kurze

Übersicht über den Darwinismus.

Darwins Verdienst ist dreifacher Art. Zunächst verhalf er der von Lamarck (1809) zuerst scharf und klar formulierten Abstammungslehre zum endgültigen Siege, indem er in seinem Buche »Ursprung der Arten« (1859) ein sehr großes Material von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, der Embryologie, der Tiergeographie und der Züchtungskunde der Kulturformen zusammenstellte, welches nur zu verstehen ist, wenn die komplizierter gebauten Organismen von den einfacheren abstammen. Hierbei lehnte er sich an Lamarck auch insofern an, als er drei Grundanschauungen von ihm übernahm, nämlich daß erstens die Veränderungen der Lebewesen zum großen Teil auf der direkten Einwirkung der Außenwelt beruhen, daß zweitens Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe fördernd oder hemmend die Weiterentwicklung beeinflussen, und daß drittens die Erblichkeit solcher Gebrauchswirkungen anzunehmen ist. Diese Sätze bilden den wichtigsten Bestandteil des »Lamarckismus«, an dem auch Darwin sein ganzes Leben festgehalten hat. In einem seiner späteren Hauptwerke, dem »Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication«, hat er den schwierigsten Punkt dieser Lehre, die Übertragung der körperlichen Abänderungen auf die in den Geschlechtsorganen liegenden Keimzellen, durch die »Pangenesistheorie« verständlich zu machen gesucht.

Darwins zweites Verdienst besteht in seinen umfassenden Untersuchungen über die Variabilität, indem er klar erkannte, daß jede stammesgeschichtliche Entwicklung auf dieser Grundeigenschaft beruht. Mit unendlichem Fleiß hat er aus der Literatur, durch Rücksprache mit erfahrenen Züchtern und durch eigne Versuche eine Fülle von Daten gesammelt und namentlich die Erblichkeit der Variationen nach ihrem wechselvollen Verhalten zu ergründen gesucht. Für die Abstammungslehre kommen nur die erblichen Abänderungen in Betracht. »Any variation which is not inherited is unimportant for us« (Origin. S. 9). Unter den erblichen

Digitized by Google

Variationen unterscheidet er zwei Gruppen, die »bestimmten« (»definite variations«) und die »unbestimmten, individuellen, spontanen oder fluktuierenden« (»indefinite, individual, spontaneous, fluctuating variations«). Die ersteren liegen dann vor, wenn alle Individuen durch die äußeren Umstände in gleicher Weise verändert werden; sie entsprechen also der lamarckistischen Auffassung. Die unbestimmten Variationen zeichnen sich dagegen dadurch aus, daß sie bei den verschiedenen, denselben Bedingungen ausgesetzten Individuen verschieden ausfallen, bei dem einen Exemplar nach dieser, bei dem andern nach jener Richtung; bei dem einen als erhebliche, bei dem andern als geringfügige Abweichung. So erklären sich leicht die verschiedenen von Darwin gebrauchten Ausdrücke, denn die Variabilität ist in diesem Falle »unbestimmt«, weil sie keine bestimmte Richtung festhält; sie ist »individuell«, weil sie von Individuum zu Individuum wechselt; sie ist »fluktuierend«, weil sie die verschiedensten Grade derselben Abänderung erkennen läßt, und sie ist »spontan«, weil über ihren Ursprung nichts Sicheres zu ermitteln ist. Immer handelt es sich aber dabei um Variationen, deren Erblichkeit erwiesen ist oder wenigstens angenommen wird. Da Darwins Ansichten über die Variabilität vielfach ganz unrichtig wiedergegeben werden, namentlich von de Vries und seinen Anhängern, so lasse ich hier noch drei Zitate folgen. In dem zweiten Kapitel des »Origin«, welches »Variation under Nature« behandelt, spricht er ausführlich von der individuellen Variabilität und sagt S. 31: »These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one«. Der Gegensatz zwischen bestimmter und unbestimmter Variabilität geht klar hervor aus folgendem Satze (S. 99): »The direct action of changed conditions leads to definite or indefinite results. In the latter case organisation seems to become plastic and we have much fluctuating variability. In the former case the nature of the organism is such that it yields readily, when subjected to certain conditions, and all, or nearly all the individuals become modified in the same way.« Ebenso sagt er (Var. II, S. 400) in der Zusammenfassung der Gesetze der Variation: »Im 23. Kapitel haben wir gesehen, daß veränderte Bedingungen gelegentlich in einer bestimmten Weise auf die Organisation einwirken, so daß alle oder nahezu alle in gleicher Weise ausgesetzten Individuen in derselben Weise modifiziert werden. Aber ein viel häufigeres Resultat veränderter Bedingungen, mögen sie direkt auf die Organisation oder indirekt dadurch einwirken, daß das reproduktive System affiziert wird, ist unbestimmte oder fluk-

Digitized by Google

tuierende Variabilität.« Dieser letzte Satz zeigt auch deutlich, daß Darwin die descendenztheoretische Bedeutung beider Kategorien von Variationen ungleich einschätzte: die Hauptrolle bei der Artbildung spielen nach ihm die unbestimmten, individuellen Variationen, während die direkten mehr »gelegentlich« auftreten. Darin liegt ein Gegensatz und ein Fortschritt gegenüber Lamarck, welcher nie mit der Tatsache gerechnet hat, daß dieselben Reize der Außenwelt auf verschiedene Individuen sehr verschieden einzuwirken pflegen. Weitere Bemerkungen nach dieser Richtung folgen bei Besprechung von Einwand VII und im Schlußkapitel.

Darwins drittes und größtes Verdienst besteht in seinem Versuche, die organische Zweckmäßigkeit[1]) aus den in der Natur herrschenden Kräften unter Verzicht auf jedes metaphysische, mit bewußter Intelligenz wirkende Prinzip zu erklären. Sein Gedankengang ist ebenso genial wie einfach und überzeugend. Er ging aus von der Wirkung der »künstlichen Zuchtwahl«, welche der Landwirt und Gärtner einschlägt, um seine Rassen zu verbessern, indem er nur diejenigen Individuen zur Fortpflanzung kommen läßt, welche seinen Absichten am meisten entsprechen. Ganz ähnlich arbeitet die Natur. Auch sie erzeugt nicht nur Zweckmäßiges, sondern daneben viel Indifferentes oder gar Schädliches. Da jeder Organismus unter wechselnden äußeren Bedingungen lebt und viel mehr Nachkommen erzeugt, wie bestehen können, so resultiert aus den Schwankungen der unbelebten Natur und aus dem Geburtenüberschuß der »Kampf ums Dasein«, die Konkurrenz der Artgenossen und verschiedener Arten um Nahrung, Licht, Luft, Wohngelegenheit und andre Lebensgüter. In diesem Kampfe siegen die bestorganisierten Individuen, d. h. diejenigen, welche für die jeweiligen Existenzverhältnisse am passendsten eingerichtet sind. Die Natur arbeitet mit einer kolossalen Verschwendung von Keimen und Individuen, die unter sich ungleich sind, und nur die besten unter ihnen bleiben erhalten, die übrigen gehen zugrunde. Dieses Prinzip der Auslese nannte Darwin »natural selection«, natürliche Zuchtwahl. Man hat nicht ohne Grund gesagt, es bezeichne eine Selbstverständlichkeit, nämlich den Fortbestand der Existenzfähigen und den Untergang der Unfähigen.

---

[1]) Ich bezeichne die Anpassungen in diesem Buche als »zweckmäßig«, weil diese Ausdrucksweise sich einmal eingebürgert hat; richtiger wäre es, sie »nützlich« oder »lebenfördernd«, »lebenerhaltend« zu nennen, denn von einem Zweck kann man streng genommen nur reden, wenn eine bewußte Absicht, ein Wille, also ein psychischer Faktor zugrunde liegt.

Digitized by Google

Die folgenden Kapitel werden aber den Nachweis führen, daß es vielen Naturforschern schwer fällt, diese Selbstverständlichkeit in ihrer vollen Tragweite zu erfassen.

Endlich hat Darwin den Gedanken der Auslese auch benutzt, um die sexuellen Unterschiede zu erklären und in seinem dritten Hauptwerk »Die Abstammung des Menschen und Selection in Beziehung auf das Geschlecht« die Theorie aufgestellt, daß einerseits die Waffen und Verteidigungsorgane vieler Männchen darauf beruhen, daß die männlichen Tiere untereinander um den Besitz der Weibchen kämpfen, und daß anderseits die Weibchen solche Männchen am leichtesten zulassen, welche sie durch auffallende Farben, Töne oder Gerüche am stärksten erregen.

Die folgenden Abschnitte dieses Buches werden nun ausführlich untersuchen, welche Erweiterung und Veränderung die Darwinschen Gedanken erfahren und aus welchen Gründen sie sich noch keineswegs zu allgemeiner Anerkennung durchgerungen haben. Da der Darwinismus aus zwei Elementen sich zusammensetzt, dem Lamarckismus und dem Selectionismus, so herrschen unter den Biologen gegenwärtig zwei Hauptströmungen: die strengen Lamarckisten verwerfen die natürliche Auslese ganz oder schreiben ihr für die Entstehung der Arten nur eine untergeordnete Rolle zu, während anderseits die Anhänger von Galton, Wallace und Weismann (die sog. »Neodarwinisten«) den Lamarckschen Bestandteil des Darwinismus, die Vererbung der am Körper (Soma) durch Gebrauch oder Lebensweise erworbenen (somatogenen) Abänderungen, ablehnen und nur mit Variationen der Vererbungssubstanz (blastogenen Abänderungen) rechnen. Meine eigne Meinung geht dahin, daß der Darwinismus in seiner ursprünglichen Form auch jetzt noch völlig zu Recht besteht, und es ist der Hauptzweck dieses Buches, vor jeder einseitigen Naturauffassung zu warnen und sowohl dem Selectionsprinzip wie dem berechtigten[1]) Teile der Lamarckschen Ideen zu voller Anerkennung zu verhelfen.

---

[1]) Unberechtigt sind gewisse vitalistische Gedanken von Lamarck, welche im Schlußkapitel zurückgewiesen werden sollen.

Digitized by Google

I. Kapitel:

Die gegen den Darwinismus erhobenen Einwände.

A. Unwesentliche Einwände.

Hier sollen sieben Einwände besprochen werden, die aber, wie wir sehen werden, entweder die eigentliche Bedeutung des Selectionsprinzips nicht tangieren oder leicht zu widerlegen sind.

Erster Einwand:

Die Zweckmäßigkeit der Organismen ist kein Forschungsproblem. Die exakte Naturforschung hat nur nach den bewirkenden Ursachen zu fragen und sich zu bemühen, alle Erscheinungen der Natur, die unorganischen wie die organischen, auf chemische oder physikalische Kräfte zurückzuführen.

Dieser Einwand ist von Kölliker (1864), Nägeli (1884) und von andern erhoben worden, um der Idee der Nützlichkeit, welche den Kernpunkt der Selectionslehre darstellt, den Stempel der Inexaktheit aufzudrücken. So sagt Kölliker (1864, S. 178): »Die teleologische allgemeine Anschauung Darwins ist eine verfehlte. Die Varietäten entstehen ohne Einwirkung von Zweckbegriffen oder eines Prinzips des Nützlichen nach allgemeinen Naturgesetzen und sind nützlich oder schädlich oder indifferent.« Noch schärfer drückt sich Nägeli (1884, S. 289 ff.) aus. »Ferner setzt sich die Selectionstheorie, welche ihrem Prinzip gemäß nur nach dem erreichten Nutzen einer Erscheinung fragt, um dieselbe zu rechtfertigen, in Widerspruch mit der wahren und exakten Naturforschung, welche vor allem die bewirkenden Ursachen der Dinge zu erkennen sucht.« Nachdem er dann betont hat, daß niemand Spekulationen darüber anstellt, welche Vorteile oder Nachteile die sechseckige Form der Schneeflocken und die kugelige Gestalt der Regentropfen gewährt, fährt er fort (S. 297): »Die unorganische Natur im ganzen und im einzelnen wird von der exakten Wissenschaft jeweilen als ein System von Kräften und Bewegungen angesehen, die sich gegeneinander ins Gleichgewicht gesetzt haben und wo dasselbe gestört wird, einem neuen Gleichgewicht zustreben. Die organische Natur ist ebenfalls sowohl als Ganzes wie

Digitized by Google

in jedem einzelnen Teil ein solches, nur viel komplizierteres System von Kräften und Bewegungen, und die Aufgabe der phylogenetischen Wissenschaft ist es vor allem, die Ursachen der Gleichgewichtsstörungen und damit der stets fort eintretenden Veränderungen, nicht irgendwelcher andrer daraus sich ergebenden Beziehungen, aufzusuchen.« Von neueren Schriftstellern sei hier zunächst Bateson (1894, S. 5) genannt, welcher in seinem großen Werke »Materials for the study of variation« eine große Anzahl der verschiedenartigsten Variationen beschreibt, aber die utilitaristische Bewertung derselben rundweg ablehnt mit den Worten: »Bei der Prüfung von Variationsfällen habe ich es nicht für notwendig gehalten, mir über den Nutzen oder Schaden der beschriebenen Variationen Gedanken zu machen. Aus Gründen, welche ich im zweiten Abschnitt angegeben habe, sind solche Überlegungen, mögen sie sich auf normale Strukturen oder auf Variationen beziehen, öde und nutzlos. Wenn jemand sich für solche Fragen der Anpassung interessiert, so kann er leicht seine Phantasie walten lassen. Für jeden Variationsfall gibt es hundert Wege, auf denen er nützlich oder schädlich sein kann. Wenn z. B. die ‚behaarte' Varietät des Moorhuhns sich auf einer Insel eingebürgert hätte, wie es viele fremde Abarten getan haben, so würde gewiß mancher erfinderische Kopf uns klar zu machen suchen, wie die Behaarung dem Vogel für eine besondere Lebensweise gerade auf dieser Insel von Vorteil sei. Eine solche Behauptung wäre schwer zu widerlegen, denn solchen Spekulationen wird erst eine Schranke gezogen, wenn die Erfindungsgabe ihres Urhebers aufhört. Während der einzige Prüfstein des Nutzens der Erfolg des Organismus ist, beweist eben dieser weniger den Nutzen eines bestimmten Teiles im Kräftehaushalt als vielmehr das richtige Zusammenspiel des Ganzen.« In ähnlichem Sinne schreibt Klebs (1903, S. 162): »Die Zweckmäßigkeit der Organismen, von der Darwin und alle seine Nachfolger ausgehen, stellt gar nicht ein Problem der Naturforschung vor; sie gehört der teleologischen Betrachtungsweise des menschlichen Geistes an, die sich ihrerseits durchaus nicht auf die Organismen einschränken läßt, sondern sich auf die ganze Natur erstreckt.« Weiter zitiere ich Fleischmann (1903) mit seiner Behauptung: »Das Eingehen auf den Gedanken der Nützlichkeit zeigt den fundamentalen Fehler der Darwinschen Schule. Die Nützlichkeit ist ein menschliches Urteil (ein Begriff der reflektierenden Urteilskraft, Kant), gemessen nach den persönlichen Bedürfnissen des Individuums oder der menschlichen Gesellschaft, aber ohne Erkenntniswert für das Studium der Tierwelt.«

Digitized by Google

Wer, wie die zitierten Forscher, die Zweckmäßigkeit der Organismen als Forschungsproblem nicht anerkennt, sondern einen Organismus vollständig durch den Nachweis der in ihm waltenden chemischen und physikalischen Prozesse glaubt erklären[1]) zu können, der verkennt meines Erachtens die gewaltigen Unterschiede, welche zwischen unbelebten und belebten Körpern bestehen und in den psychischen Qualitäten und den zweckmäßigen, für die Erhaltung des Lebens bestimmten Einrichtungen sich äußern. Während jene den Pflanzen noch fehlen oder höchstens in der allgemeinsten Form der Reizbarkeit vorhanden sind, kommen diese allen Organismen zu und bilden daher die Hauptschranke zwischen der organischen und der anorganischen Welt. Zweckmäßige Einrichtungen finden sich freilich noch in den Werkzeugen und Maschinen der Menschen, aber da diese Kunstprodukte sind und außerdem nicht der Selbsterhaltung, sondern irgend einem andern Zwecke dienen, kann der Naturforscher sie von der Betrachtung ausschließen. In der anorganischen Körperwelt finden wir oft komplizierte Systeme von Kräften, welche sich im Gleichgewicht befinden und dadurch den Bestand, die Erhaltung des betreffenden Zustandes garantieren. Das großartigste Beispiel dieser Art ist die Rotation der Planeten um die Sonne. Hierher gehören ferner solche anorganische Prozesse, welche unter gewissen Bedingungen längere Zeit andauern, indem sie sich selbst erhalten, so z. B. wenn eine Öllampe andauernd mit gleicher Flamme brennt, weil der Docht durch Capillarwirkung in demselben Maße Öl zuleitet, in dem dieses verbrennt, oder wenn das Meer ebensoviel Wasser durch Verdunstung abgibt wie es durch Zuleitung empfängt. Solche Verhältnisse haben einige Naturforscher, in jüngster Zeit z. B. Ostwald (1902, S. 337), Fischer (1902, S. 524), Fuchs (1903), Jensen (1907), zu dem Fehlschlusse verleitet, von einer anorganischen Zweckmäßigkeit zu sprechen, obwohl es klar ist, daß es für tote Körper gleichgültig ist, in welcher Weise die chemischen und physikalischen Kräfte auf sie einwirken, ob der ursprüngliche Gleichgewichtszustand erhalten bleibt oder in einen andern übergeht oder ob die Atome zu dieser oder zu jener Verbindung zusammentreten. Der Begriff des Vorteils oder des Nutzens läßt sich auf die leblose Materie nicht übertragen, weil kein Zustand höher bewertet werden kann als ein andrer. Von einer anorganischen Zweckmäßigkeit läßt sich also höchstens reden, um gewisse Beziehungen und Eigenschaften der toten Körperwelt,

[1]) Eine naturwissenschaftliche Erklärung besteht in dem Nachweis gesetzmäßiger Beziehungen; ein tieferes Eindringen in den Urgrund der Dinge ist dem menschlichen Geiste versagt.

Digitized by Google

welche für die Organismen von Vorteil sind, hervorzuheben. In diesem Sinne kann man die Sonne als Urquell aller Lebensenergie oder das Jod als Heilmittel feiern und es zweckmäßig finden, daß das Wasser bei + 4° C am schwersten ist und aus diesem Grunde größere Süßwasserbecken in unsern Breiten nicht bis zum Boden zufrieren, oder daß die Flüsse die Fähigkeit der Selbstreinigung haben, d. h. große Mengen von Säuren (beim Rhein nach Prof. Weigelt täglich 300000 t Schwefelsäure) zu neutralisieren vermögen. Ein andrer Unterschied besteht darin, daß die toten Körper, wenn das Gleichgewicht eines Kräftesystems aufgehoben ist, keine Einrichtungen besitzen, um die ursprüngliche Gleichgewichtslage zu erhalten, sondern die Kräfte wirken aufeinander, bis sie eine neue Gleichgewichtslage gefunden haben. Ein Organismus hingegen ist zweckmäßig, weil er Einrichtungen besitzt, die, ähnlich den Sicherheitsventilen der Maschinen, Störungen und schädliche Einflüsse aufheben, falls sie nicht zu stark sind.

Es ist also klar, daß der Biologe nie den funktionellen Gesichtspunkt aus dem Auge verlieren darf, daß er sich stets Rechenschaft davon ablegen muß, ob ein Organ, eine Struktur oder ein organischer Prozeß für das Leben des Organismus von Bedeutung ist oder nicht. Leben heißt, die Fähigkeit besitzen, auf die Einflüsse der Umgebung zweckmäßig zu reagieren, und wenngleich diese Gabe stets nur relativ ist, so stellt sie doch das Monopol der Lebewesen dar, das in der toten Materie kein Analogon hat, während alle übrigen vitalen[1]) Eigenschaften, wie Wachstum, Vermehrung, Assimilation, Stoffwechsel und Individualität, mehr oder weniger schon bei den anorganischen Körpern angedeutet sind. Mit Recht definiert H. Spencer das Leben als »the continuous adjustment of internal relations to external relations«, Virchow sagt in seiner berühmten Cellularpathologie (1871, S. 100): »Die Grundlage aller Vorstellungen über das Leben bildet die Erfahrung von der allem Lebenden zukommenden Fähigkeit der Selbsterhaltung«, und der Physiologe Pflüger (1877, S. 57) schreibt: »In dem ewigen Wechsel der Arbeit der das Leben erzeugenden Kräfte läßt sich bis jetzt nur ein allgemeiner Gesichtspunkt finden, der ihr Wirkungsgesetz, wenn auch nicht absolut, so doch der Regel nach beherrscht. Diesem zufolge treten jedesmal nur solche Kombinationen von Ursachen in die Wirklichkeit, welche die Wohlfahrt des Tieres möglichst begünstigen.

[1]) Abgesehen von den psychischen Prozessen, einschließlich der Reizbarkeit, welche ich hier wegen der Schwierigkeit des Problems außer acht lasse. Manche Philosophen reden ja sogar von »Atomseelen«.

Digitized by Google

Dies bewahrheitet sich selbst dann, wenn ganz neue Bedingungen künstlich in den lebendigen Organismus eingeführt worden sind[1]).«

Wie die Organismen in unendlicher Fülle und Mannigfaltigkeit die Erde bevölkern, so ist auch die Zahl der ihnen innewohnenden nützlichen Einrichtungen und Eigenschaften schier unermeßlich, und diese Wunderwelt der »Anpassungen« hält wie mit Zaubergewalt das Interesse des Biologen gefesselt, der nicht müde wird, die sinnreiche Harmonie zwischen den Bedürfnissen und den Leistungen der Organismen und ihrer Umgebung festzustellen. Wegen dieser Überfülle spricht man meist nur dann von »Anpassungen«, wenn die Zweckmäßigkeit besonders sinnfällig ist, oder wenn sie bis dahin als solche nicht erkannt wurde, wobei aber selbstverständlich zugegeben wird, daß der normale Gang aller Lebensäußerungen ebenfalls zweckmäßig, d. h. lebenerhaltend, verläuft. Sehen wir ab von den elementaren Eigenschaften des Protoplasmas (Assimilation, Sensibilität, Fortpflanzung u. dgl.) und den höheren psychischen Qualitäten (Bewußtsein, Denken, Wollen), so lassen sich die zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen in eine Anzahl mehr oder weniger scharf gesonderter Kategorien gliedern. Wer einerseits die Schwierigkeit des Problems, anderseits die Tragweite des Selectionsprinzips klar erkennen will, muß sich stets der außerordentlichen Verbreitung und Verschiedenartigkeit der Anpassungserscheinungen bewußt bleiben, was ihm durch die folgende Übersicht erleichtert werden soll. Diejenigen Leser, welche sich mehr für botanische Beispiele interessieren, seien auf Lotsys gediegene Arbeit 1906, S. 55 ff.) verwiesen.

Klassifizierung der organischen Zweckmäßigkeit.

I. Einheitlichkeit der Organisation. Erstens besitzt jedes Lebewesen eine gesetzmäßige Gruppierung differenter Teile (Organisation), welche zur Erhaltung des Lebens harmonisch zusammenwirken und eine physiologische Einheit darstellen. Alle Organe sind aufeinander abgestimmt, es waltet unter ihnen eine zweckmäßige morphologische und physiologische Korrelation, der zufolge das Wachstum sich harmonisch vollzieht und jeder normale Teil aus dem Blute nur diejenigen und nur so viele Stoffe entnimmt als für ihn bestimmt sind. Die Niere z. B. reißt diejenigen stickstoffhaltigen Verbindungen an sich, welche andre Organe abgeschieden haben, und befördert sie

[1]) Der letzte Satz dieses Zitats ist sehr angreifbar. Siehe darüber das Schlußkapitel.

Digitized by Google

nach außen. Das Blut des gesunden Menschen hat einen gewissen Gehalt an Zucker nötig, und zwar nach Bunge bis zu 10 g. Dieser Betrag erhält sich konstant, auch wenn in kurzer Zeit mehrere hundert Gramm aus dem Darm in das Blut gelangen, weil der Überschuß in der Leber und in der Muskulatur teils als Glykogen, teils als Fett aufgespeichert wird. Sind auch diese Organe übersättigt, so scheidet die Niere den überschüssigen Zucker wieder aus. Ist zuwenig Zucker im Blute vorhanden, so wird umgekehrt das Glykogen der Leber und der Muskeln in Zucker verwandelt, und schließlich kann auch das Fett sich ebenso verhalten. Die Leber kontrolliert und erhält also den richtigen Zuckerbestand im Blute, und zwar, wie es scheint, ohne Einfluß des Nervensystems. Die Warmblüter erhalten ihre Körpertemperatur auf der gleichen Höhe trotz der äußeren Wärmeschwankungen. Bei den höchststehenden Tieren, den Wirbeltieren, erreicht die Korrelation den höchsten Grad, indem alle Organe in ihren wichtigsten Leistungen abhängig sind vom centralen Nervensystem und durch dieses einheitlich verbunden und beherrscht werden. Auch in der Form und Lage beeinflussen sich benachbarte Organe gegenseitig so, daß sie sich nicht behindern, sondern jedes seine Funktion zu vollziehen vermag; die Lunge eines Schafes würde trotz großer morphologischer Ähnlichkeit nicht in den Thorax einer Ziege hineinpassen. Wachsen in einem Körperteil die Knochen zu besonderer Länge heran, so vergrößern sich in der Regel auch die Muskeln, Blutgefäße und Nerven in entsprechender Weise. Eine solche Zweckmäßigkeit im Aufbau und in der Korrelation der Teile kommt bekanntlich auch einer Maschine zu.

II. Struktur- und innere Zweckmäßigkeit. Jedes Organ besitzt einen zweckmäßigen Bau, der es zu bestimmten Leistungen befähigt und der häufig auch bei pathologischen Veränderungen beobachtet wird. Beispiele: Die Anordnung der Elemente in den Sinnesorganen; die Verteilung der Knochenbalken in den langen Knochen nach den Richtungen des stärksten Druckes und Zuges; der lamellöse Bau der Innenfläche vieler Hufe (Fig. 1), um eine feste Verbindung mit der Haut zu ermöglichen; die Anordnung der Muskeln in dem Saugfuß vieler Gastropoden der Brandungszone (Fig. 2); die Spiralstreifen in den Tracheen, um sie elastisch zu machen (Fig. 3); die Schutzhärchen an den Stigmen, um das Eindringen von Schmutz zu verhüten; die Chalazen im Vogelei (Fig. 4, *Ch*), um den Embryo in der Schwebe zu halten; die Häkchen an den Seitenästen zweiter Ordnung der Vogelfeder, um sie luftdicht zu machen; der Beugemechanismus im Vogelfuß, dessen Krallen beim Aufbäumen durch das Körper-

Digitized by Google

gewicht und nicht durch besondere Muskeln zusammengekrümmt werden; die ähnliche Einrichtung am Flügel, bei dem das Ausstrecken bzw. das Einziehen des Unterarms eine entsprechende Be-

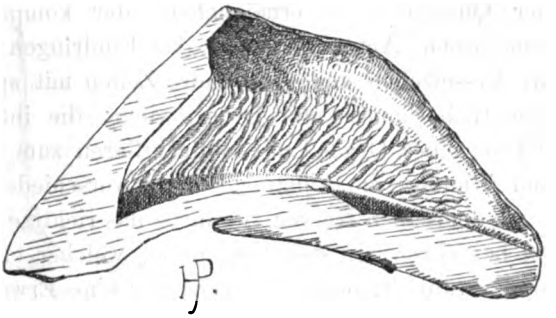


Fig. 1. Eselhuf, natürl. Größe, von innen gesehen, um die Hornlamellen zu zeigen. (Original)

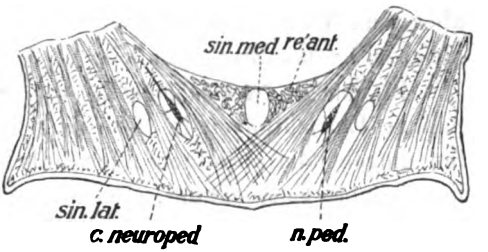


Fig. 2. Querschnitt durch den Saugfuß einer Käferschnecke (*Enoplochiton niger*). Durch Kontraktion der Hauptmuskelzüge entsteht ein luftverdünnter Raum; *sin. lat.* und *sin. med.* seitlicher und mittlerer Blutsinus; *n. ped.* Fußnerv; *réant.* Nierenschläuche. (Nach Plate.)

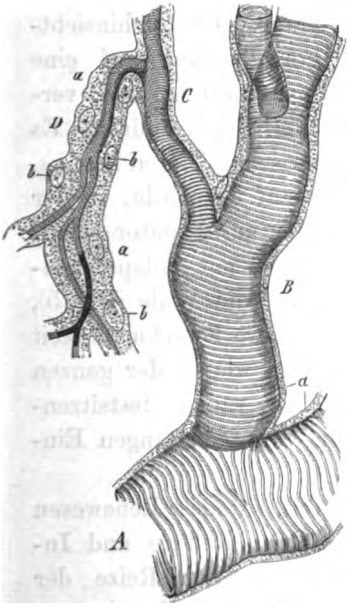


Fig. 3. Stück einer Trachee aus einer Raupe. *A* Hauptstamm; *B, C, D* Seitenäste; *a* Epithel; *b* Kerne. (Nach Gegenbaur.)

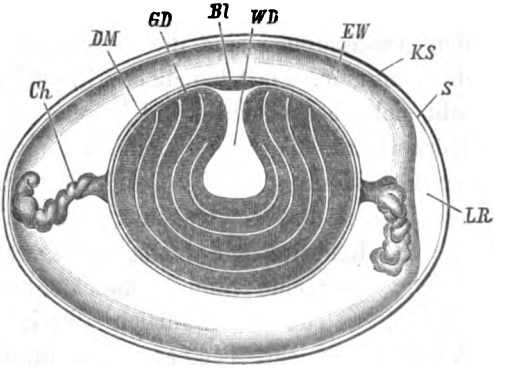


Fig. 4. Schematischer Längsschnitt durch ein unbebrütetes Hühnerei. *Bl* Keimscheibe; *GD* gelber Dotter; *WD* weißer Dotter; *DM* Dottermembran; *EW* Eiweiß; *Ch* Chalazen; *S* Schalenhaut; *KS* Kalkschale; *LR* Luftkammer.

Digitized by Google

wegung der Hand bewirkt; Klappen im Herz der Wirbeltiere, in den Wassergefäßen der Cestoden u. dgl.; Häutungshaare bei Krebsen, Reptilien; Leucocyten als Schutzmittel und zur Histolyse; der komplizierte Mechanismus der indirekten Kernteilung, um eine bestimmte Verteilung der Qualitäten zu ermöglichen; der komplizierte Bau mancher Spermatozoen (Amphibien), um das Eindringen in die Eier zu erleichtern; Nesselzellen und viele andre Zellen mit spezialisierter Leistung, namentlich Sinnes- und Drüsenzellen; die intensive Versorgung aller Teile eines Organs mit Blutcapillaren zum Zwecke der Ernährung und Atmung; die Abhängigkeit der verschiedenen Gewebe eines Organs von demselben Nerven, wodurch das richtige Zusammenspiel derselben bewirkt wird: der Nervenreiz, welcher einen Muskel zur Kontraktion veranlaßt, bewirkt gleichzeitig eine Erweiterung der Muskelgefäße, so daß mehr Blut in den Muskel fließt. Wird die Vene der Speicheldrüse eines Hundes freigelegt und angeschnitten, so fließt für gewöhnlich das Blut nur tropfenweise heraus. Wird aber dem Tier ein Stück Fleisch vorgehalten, so fließt Speichel und gleichzeitig das Blut reichlich.

III. Äußere Zweckmäßigkeit. Jeder Organismus tritt durch zweckmäßige Einrichtungen in Beziehung zu bestimmten Verhältnissen der ihn umgebenden belebten oder unbelebten Natur. Er ist hinsichtlich seiner Entwicklung, Ernährung und Fortpflanzung auf eine gewisse Summe von Existenzbedingungen zugeschnitten, und verkümmert oder stirbt, wenn diese sich plötzlich erheblich ändern. Es genügt, auf den Unterschied hinzuweisen, der zwischen Tieren besteht, je nachdem sie im Wasser, in der Luft oder auf der Erde, in der Tiefsee oder zwischen den Gezeiten, am Pol oder am Äquator leben. Prägnante Beispiele einer specifischen Lebensweise mit entsprechenden Anpassungen sind die meisten Entoparasiten, die Wale (Fig. 5), die Pinguine, das Chamäleon (Fig. 17). Die äußere Zweckmäßigkeit gibt sich ebenso sehr kund in einzelnen Organen, wie in der ganzen Körperform (bilaterale Symmetrie frei beweglicher, radiale festsitzender Geschöpfe; Spiraldrehung der Schnecken, um den langen Eingeweidesack bequem tragen zu können).

IV. Reflexive und instinktive Zweckmäßigkeit. Jedes Lebewesen verfügt über eine Summe zweckmäßiger Gefühle, Reflexe und Instinkte, welche unwillkürlich durch die verschiedenen Reize der Außenwelt (Licht, Temperatur, Schwerkraft, Salzgehalt, Beschaffenheit der Oberfläche u. a.) oder durch Zustände des eignen Körpers ausgelöst werden. Hunger und Durst orientieren über das Nahrungsbedürfnis, das Gefühl des Wohlbehagens über zusagende, Angst, Un-

Digitized by Google

behagen, Schmerz in ihren endlosen Schattierungen über schädliche Existenzbedingungen. Das Gefühl der Ermüdung warnt vor Über-

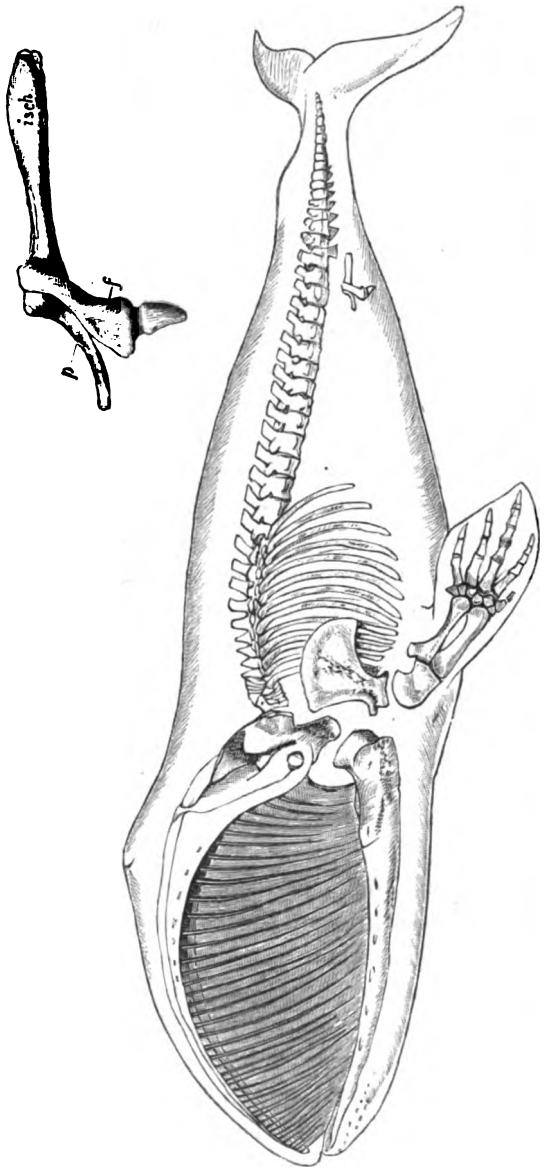


Fig. 5. Körperumriß und Skelet des Grönlandwals. Daneben die rudimentären Knochen des Beckens und der Hintergliedmaße. (Aus Romanes nach Flower.) *isch* Sitzbein, *p* Schambein, *f* Oberschenkel.

anstrengung. Den Reflexen und Instinkten ist gemeinsam, daß sie unwillkürlich auftreten und meist auch nicht zum Bewußtsein kommen, und sie unterscheiden sich ohne scharfe Grenze nur durch den Grad

Digitized by Google

der Komplikation: bei den Reflexen tritt nur ein Organ oder ein Teil eines Organs (z. B. Kontraktion der Pupille bei grellem Licht) in Tätigkeit, während bei den Instinkten mehrere Organe zu einer mehr oder weniger komplizierten Handlung zusammenwirken (z. B. der Wanderflug der Zugvögel, das Spinnen eines Raupenkokons). Die Pflanzen und fast alle niederen Tiere sind reine Reflexmechanismen, d. h. alle Lebenserscheinungen folgen unwillkürlich und rein automatisch aufeinander. Erst bei Insekten und Wirbeltieren können gewisse Lebensäußerungen durch den Einfluß der Psyche modifiziert werden; aber auch bei diesen Tieren verläuft die Mehrzahl der organischen Prozesse rein reflektorisch, namentlich der ganze Stoffwechsel, alle Wachstumserscheinungen und die Sinneswahrnehmungen: der Magen der Säuger secerniert Salzsäure und Pepsin nicht wenn er will, sondern wenn seine Wandung von der aufgenommenen Nahrung gereizt wird, und das Auge sieht, sobald ein Bild auf die Retina geworfen wird. Daher müssen diese das Leben erhaltenden Reflexe ganz überwiegend zweckmäßig sein. Nur von vereinzelten Reflexen läßt sich nicht nachweisen, daß sie der Erhaltung des Lebens förderlich sind (Patellarreflex des Menschen, abgesehen von seiner medizinischen Bedeutung, das Erröten aus Schamgefühl, die »Gänsehaut« und das Zähneklappern bei Kälte, der Angstschweiß). Beispiele zweckmäßiger Reflexe: Lidverschluß bei Reizung der Lidhaare oder der Conjunctiva; Kontraktion der Pupille bei grellem Licht; Schwitzen zur Erniedrigung der Temperatur; Husten, Niesen, Erbrechen zur Entfernung schädlicher Stoffe; Zucken der Pferdehaut zur Abwehr von Insekten; das brünstige Froschmännchen umklammert jeden Gegenstand, welcher die Brusthaut leicht reizend berührt und daher auch das Weibchen; der Winterschlaf des Murmeltieres wird unterbrochen, wenn die Kälte so intensiv wird, daß sie den Tod herbeiführen könnte; Hypnose der weiblichen Solifugen, welche für gewöhnlich das andre Geschlecht eifrig verfolgen, wenn das Männchen mit den Cheliceren den Rücken des Weibchens packt, um es sodann zu begatten[1]). Autotomie des Eidechsenschwanzes. Beispiele für zweckmäßige Instinkte sind so allgemein bekannt, daß ich auf ihre Erwähnung verzichte. Doch sei hervorgehoben, daß viele derselben nur einmal im Leben ausgeführt werden (Eiablage bei Gallwespen und Ateuchus sacer; komplizierte Kokons mancher Spinner), und zwar unter Umständen, welche jedes Erlernen durch Erfahrungen und jede Beleh-

[1]) Heymons, R., Biologische Beobachtungen an Solifugen. Anhang zu den Abhdlg. Kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1901. S. 39.

Digitized by Google

rung von seiten der Eltern ausschließen, so daß solche Instinkte demnach nicht als »vererbte Erfahrungen« angesehen werden können.

V. Sanative Zweckmäßigkeit. Jeder Organismus ist imstande, schädliche Eingriffe, welche eine bestimmte Intensität nicht überschreiten, zu überwinden durch eine Reihe von Fähigkeiten, welche namentlich bei Erkrankungen in Wirksamkeit treten und daher trotz ihres verschiedenartigen Charakters unter jener Bezeichnung zusammengefaßt werden können. Solche Mittel sind: Entfernung schädlicher Stoffe durch Leucocyten und Antikörper (Antitoxine, Agglutinine, Präzipitine); Regeneration verlorener Teile; kompensatorisches Eintreten des intakten Organs der einen Körperseite, z. B. der Lunge, Niere, für das erkrankte der andern oder der gesunden Teile eines Organs für die erkrankten und eventuell künstlich entfernten: so kann der Darm des Menschen die Verdauung vollständig übernehmen nach totaler Magenresektion, wobei Gewichtszunahmen bis zu 20 Pfund beobachtet worden sind[1]); allmähliche Gewöhnung an schädliche Einflüsse, an Kälte, Wärme, Salzgehalt, Trockenheit u. a. oder an Gifte: werden z. B. Meerschweinchen mit abgeschwächtem Diphtheriegift behandelt, so können sie später das Vielhundertfache der tödlichen Dosis vertragen; natürliche oder durch Überstehen der Krankheit erworbene Immunität, z. B. beim Menschen nach einmaliger Überwindung von Scharlach. Diese Art der Zweckmäßigkeit wird häufig auch als regulatorische (Driesch) bezeichnet.

VI. Funktionelle Zweckmäßigkeit. Hierzu rechnen wir im Anschluß an Roux die Fähigkeit der meisten aktiv tätigen Organe, namentlich der Muskeln und Drüsen, durch den Reiz ihrer specifischen Funktion, also durch Gebrauch und Übung, gestärkt, durch den Mangel eines solchen Reizes (Nichtgebrauch) geschwächt zu werden. Im ersteren Falle vergrößert sich das Organ und wird leistungsfähiger, im letzteren verkleinert es sich. Roux (1881) hat zuerst die außerordentliche Bedeutung dieses Prinzips für das Anpassungsvermögen der Organismen dargetan. Jedoch gilt es nicht für alle aktiven Organe; die Zähne werden durch andauernden Gebrauch nicht besser, und auch unsre Augen und Gehörapparate verbessern sich durch Gebrauch nicht nachweisbar, sondern nur die Leistungen ihrer cerebralen Centren scheinen sich zu vervollkommnen.

VII. Arterhaltende Zweckmäßigkeit. Es gibt zahllose Einrichtungen, welche nicht direkt ihrem Träger von Nutzen sind, sondern nur der

---

[1]) Wegele, C., Therapie der Magen- und Darmerkrankungen. 3. Aufl. 1905, S. 181. 195.

Digitized by Google

Erhaltung der Art dienen. Sie beherrschen das Gebiet der Sexualsphäre fast vollständig und spielen in dem Bau der Geschlechtsorgane und unter den sexuellen Instinkten eine wichtige Rolle. Hierhin gehören alle Einrichtungen zur Erzeugung zahlreicher Keimzellen (Größe und reichliche Ernährung der Sexualdrüsen) oder dotterreicher Eier (Dotterstöcke, Eiweißdrüsen), zur Erleichterung der Befruchtung (Copulationsapparate; Farben, Gerüche, Töne zum Anlocken des andern Geschlechts; die Farben der Blumen, Blütendüfte, Nektarien zum Anlocken von Insekten), der Eiablage (Legestachel, Kokondrüsen, Kittdrüsen zum Ankleben der Eier) und der Brutpflege in allen ihren Schattierungen. In dem Kapitel: Sexuelle Zuchtwahl werden viele der hierher gehörigen Anpassungen noch einmal erwähnt werden, da durch sie bewirkt wird, daß nur ganz gesunde, leistungsfähige Tiere zur Fortpflanzung gelangen (Kämpfe der Männchen bei Polygamie, Hochzeitsflug der Bienen und Ameisen). Sehr häufig führt die geschlechtliche Fortpflanzung zum Tode der Eltern und beweist dadurch, daß sie nicht dem Leben des Individuums, sondern nur der Erhaltung der Art dient, so z. B. wenn der Tod bald nach dem Absetzen der Keimzellen infolge von Erschöpfung oder durch akute Verletzung (bei der Drohne Abreißen des Penis nach der Copula, bei den Saugwürmern [Trematoden] Platzen der Sporocysten bei der Geburt der Redien) eintritt.

VIII. Ontogenetische Zweckmäßigkeit. Die Furchung und Embryonalentwicklung vollzieht sich im großen und ganzen unverkennbar im Hinblick auf die zukünftige Organisation. Die erstere ist bei normalem Verlauf streng determiniert, d. h. jede Furchungszelle und jede Organanlage entsteht zu bestimmter Zeit und an einer bestimmten Stelle. Der Bauplan wird also genau innegehalten, weil nur auf diese Weise ein komplizierter Organismus ohne unnötige Kraftvergeudung hergestellt werden kann. Dabei entwickeln sich oft Teile, welche später zusammen funktionieren und daher zueinander passen müssen, ganz unabhängig voneinander, z. B. Muskeln und Nerven der Amphibien, Mund und Darm der Seeigellarven. Zusammengesetzte und wichtige Organe erscheinen sehr oft besonders früh (Herz der Wirbeltiere, Augen der Vögel, Gehirn des Menschen), während rudimentäre Organe meist spät angelegt werden und sich langsam entfalten, woraus zu schließen ist, daß die Keimesgeschichte abhängig ist von der Phylogenie. Manche embryonale Organe (schützendes Amnios bei manchen Insekten und höheren Wirbeltieren, die Allantois als Harnblase oder Ernährungsorgan, der Eizahn der Vögel und mancher Insekten zum Durchbrechen der Schale, Einrichtungen zur Aufnahme

Digitized by Google

und Verdauung des Dotters) beweisen, daß den Embryonen auf höherer Stufe schon Anpassungen an die momentane Situation zukommen können. Die vielen besonderen Einrichtungen der Larven (Flimmerkränze zur Bewegung, besondere Sinnesorgane, Finnenblase zum Schutz des Scolex) fallen unter die Kategorie der äußeren Zweckmäßigkeit, weil sie Anpassungen freilebender Geschöpfe an die Außenwelt darstellen.

Zu jeder der eben genannten Kategorien gehören nun zahllose Spezialfälle, die von Art zu Art und häufig bei derselben Species von Stadium zu Stadium in Form und Wirkungsweise wechseln. Wir nennen sie »Anpassungen«, die dementsprechend in organisatorische, innere, äußere, reflexive, instinktive, sanative, funktionelle, arterhaltende und ontogenetische unterschieden werden können. Damit soll nicht gesagt sein, daß diese Gruppen nützlicher Einrichtungen scharf gegeneinander abzugrenzen sind. Schon Wolff (1898, S. 64) hat mit Recht hervorgehoben, daß zwischen der inneren und äußeren Zweckmäßigkeit keine absolute Scheidewand existiert, und das gleiche gilt für die übrigen Kategorien; die funktionelle Anpassung wirkt sehr häufig sanativ, indem sie durch Erhöhung der Leistungsfähigkeit irgend eines Gewebes einen Organfehler ausgleicht. Eine strenge Trennung ist schon deshalb nicht durchführbar, weil dieselbe Einrichtung häufig verschiedenen Zwecken dient, z. B. der Panzer der Krebse zum Schutze (äußere Zweckmäßigkeit) und zur Anheftung für die Muskeln (innere Zweckmäßigkeit). Trotzdem sind solche begriffliche Unterscheidungen nicht zu umgehen, da sie allein einen Überblick über die Fülle der Einzelerscheinungen gestatten.

Von größter Wichtigkeit für das Verständnis der organischen Zweckmäßigkeit ist ferner die Unterscheidung zwischen **aktiven** und **passiven Anpassungen**. Aktive nennen wir solche Anpassungen, deren Nutzen auf den Lebenserscheinungen, also auf der Aktivität des betr. Organs oder Gewebes beruht, wie bei allen Muskeln, Drüsen, Nerven, Sinnesorganen, so daß man annehmen kann, daß bei ihnen die Form eine Folge der Funktion ist oder sich wenigstens in engster Abhängigkeit von ihr ausgebildet hat. Hierhin gehören alle funktionellen Anpassungen am Skelet der Wirbeltiere und namentlich die verschiedenen Formen der Gelenke und der Extremitäten (der Lauffuß des Pferdes mit der stark verlängerten dritten Zehe (Fig. 36), die Grabschaufel des Maulwurfs, der Springfuß des Känguruhs (Fig. 35), der Kletterfuß des Spechtes (Fig. 6), dessen erste und vierte Zehe nach hinten gerichtet sind, die »Hinterhand« von *Phalangista*, *Didelphys*,

Digitized by Google

Halbaffen und Affen mit opponierbarer erster Zehe, die Knochenleisten und -höcker an den Stellen, wo sich die Muskeln ansetzen; der Rüsselknochen des Schweines (Fig. 7) und des Tapirs; Hörner und Geweihe; der Kletterschwanz mancher Affen; die Backentaschen, Schwielen, Zehenballen und Krallen der Säuger; der Muskelmagen der Krokodile und Vögel.

Passive Anpassungen hingegen sind solche, welche nur durch ihre Gegenwart nützen oder bei Anwesenheit von Muskeln doch so eigenartig gebraucht werden, daß sie weder durch Gebrauch und Übung hervorgerufen, noch durch sie verbessert sein können. Man kann also bei ihnen nicht die Funktion als das Primäre, die Form des Organs oder seine sonstigen Qualitäten als das Sekundäre ansehen. Diese passiven Anpassungen sind ungeheuer vielgestaltig, da alle an sich toten Ausscheidungen hierher gehören.

Fig. 6. Specht mit Kletterfuß (zwei Zehen nach vorn, zwei nach hinten).

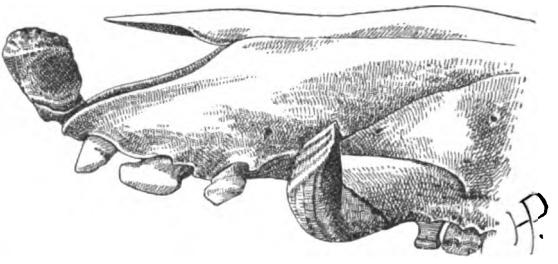


Fig. 7. Zwischenkiefer vom Wildschwein mit Rüsselknochen zum Wühlen in der Erde. 1/2 natürl. Größe. (Original.)

Der Leser wird dies sofort ersehen aus der Andeutung der folgenden Beispiele: alle Farben und Zeichnungen bei Tieren und Pflanzen, welche Anpassungen sind, also eine biologische Bedeutung haben, demnach alle sexuellen Farbenunterschiede, welche dem Anlocken oder dem Erkennen der Geschlechter dienen, ferner alle Schutz-, Schreck- und Herdenfarben; die Erscheinungen der Mimikry (Fig. 8), bei denen nicht nur die Farbe, sondern auch die Gestalt eines belebten oder unbelebten Gegenstandes imitiert wird; die Haare in den Ohrmuscheln sehr vieler Säuger stehen so, daß sie den Eingang zum Gehörkanal vor Insekten schützen; die Schwanz- und Mähnenhaare des Pferdes werden nicht, wie die übrigen Haare, zusammen gewechselt, sondern einzeln, weil der Fliegenwedel beständig notwendig ist; Stacheln (verdickte Haare) des Igels und des Stachelschweins; bei

Digitized by Google

letzterem Tier sind die Schwanzhaare in kurze abgestutzte, cylindrische Röhren umgewandelt, welche ein rasselndes Geräusch verursachen; Barten der Bartenwale (Fig. 5) zum Festhalten der Plancton-Nahrung; die Häkchen an den Seitenästen der Federfahne, wodurch sie zu einer

Fig. 8. Mimikry (Nachahmung in Körperform und Farbe) bei Insekten: Blattschmetterling (*Kallima*, Ober- und Unterseite), wandelndes Blatt und Stabheuschrecke. (Nach Romanes.)

Digitized by Google

luftdichten Platte verbunden werden; der männliche Argusfasan erzeugt beim Balzen ein schnarrendes Geräusch, indem er die Handschwingen gegeneinander reibt, welche auf ihren Seitenästen erster Ordnung eigentümliche »Schrilleisten« tragen; die Erpel der Enten nehmen nach dem Hochzeitsgefieder das unscheinbare Sommerkleid an, weil sie um diese Zeit sämtliche Schwingen auf einmal abwerfen und in diesem flugunfähigen Zustand eine Schutzfärbung nötig haben; das »Schloß« der Muschelschalen besteht aus Zähnen, welche in Gruben der andern Seite eingreifen und dadurch eine feste Verbindung beider Schutzplatten herstellen; die eben genannten Gebilde (Federn, Haare, Muschelschalen) stimmen darin überein, daß sie tote Hautprodukte sind und trotzdem nicht der Anpassungen entbehren; die riesigen Krallen der Parriden (rallenartiger Vögel), um sich auf den Schwimmblättern von Wasserpflanzen halten und hier nach Insekten jagen zu können (Fig. 9); die Eizähne bei den Embryonen der Vögel, vieler Reptilien und einzelner Insekten, welche im Leben nur einmal beim Durchbrechen der Eischale benutzt werden; die symmetrisch angeordneten, zur Verteidigung dienenden Stachel am Panzer und an den Beinen vieler höherer Krebse, namentlich Krabben; die kleinen angelhakenförmigen Borsten auf dem Rückenpanzer von *Hyas* und andern Spitzkrappen, welche zum Festhalten von Algen und Schwämmen gebraucht werden und so das Tier maskieren; Giftdrüsen der Schlangen, Schwefelsäuredrüsen der Schneckengattung *Dolium*; die Furchenzähne mit Rinne zum Abfließen des Giftes bei der mexikanischen Eidechse *Heloderma horridum* und vielen Giftschlangen; die röhrenförmigen Giftzähne bei Vipern; die dolchförmigen Radulazähne bei *Testacella* und andern Raublungenschnecken, welche sich hauptsächlich von Regenwürmern nähren; bei Schlangen und Geckonen ist das untere Augenlid durchsichtig geworden und mit dem oberen verwachsen, so daß das Auge von einer uhrglasartigen Schutzhülle bedeckt ist; Vorstufen dieser Einrichtung finden sich bei verschiedenen Eidechsen der Gattungen *Eremias*, *Cabrita*, *Ophiops*, aber es ist selbstverständlich, daß sie nicht durch die Funktion, d. h. die Bewegungen des unteren Augenlids hervorgerufen sein kann; die starke Wölbung des Rückenpanzers der Landschildkröten, welche die Tiere befähigt, aus der Rückenlage durch schaukelnde Bewegung wieder in die natürliche Stellung zurückzukehren; die Gallerthüllen vieler pelagischer Fischeier, wodurch sie schwebend gehalten werden; die zur Befestigung an Algen dienenden Haftfäden des Eies vom Hornhecht, *Belone acus*; Erhöhung der Fortpflanzungsziffer durch Erwerbung von Parthenogenese oder von Hermaphroditismus. Bei den höheren Pflanzen

Digitized by Google

gehören fast alle nützlichen Einrichtungen zu den passiven Anpassungen. Ich erinnere an die zahllosen Schutzmittel gegen Tierfraß: Dornen, Stacheln, Borsten, Brennhaare, dicke Cuticula, Kieseleinlagerungen, Raphiden von oxalsaurem Kalk, Bitterstoffe, Säuren, ätherische Öle, Gifte; an die verschiedenartigen Flugeinrichtungen der Samen; an die Höcker und Leisten der Pollenkörner, um das Anheften auf

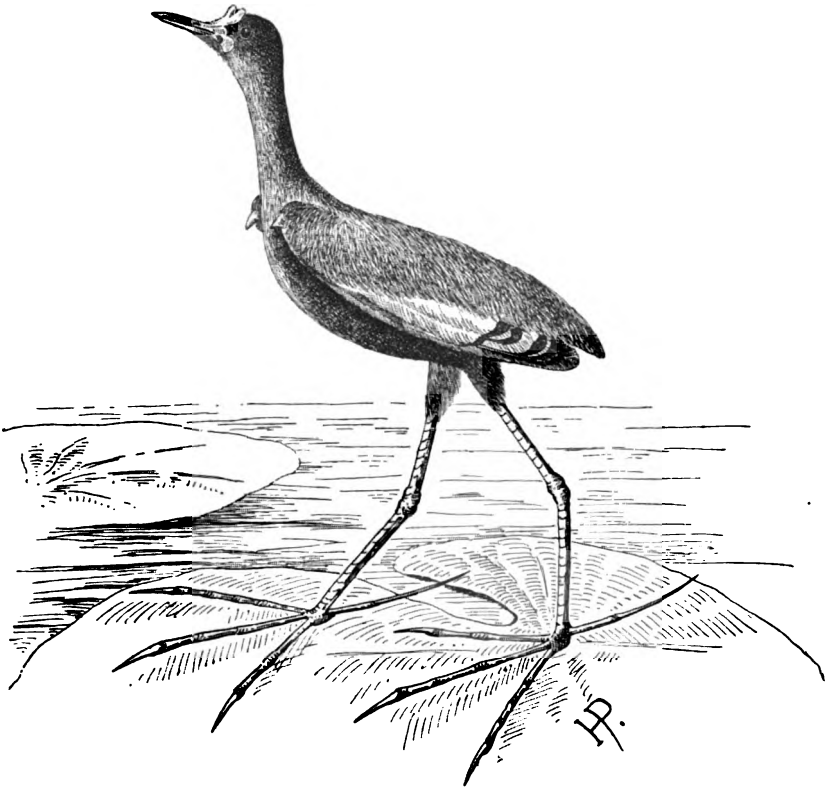


Fig. 9. *Parra jassana* L. von Cayenne. 1/3 natürl. Größe. Die Hinterkralle ist 39 mm lang. (Original.)

der Narbe zu erleichtern; an Blütenfarben, Nektarien und Geruchsstoffe zum Anlocken der Insekten.

In vielen Fällen ist es zweifelhaft, ob man eine aktive oder eine passive Anpassung vor sich hat, denn die Entscheidung setzt immer eine genaue Kenntnis der Funktion, der hierbei entstehenden Reize und der Ontogenie der betreffenden Bildung voraus. Man könnte versucht sein, die eben erwähnten einspitzigen Zähne der Raublungenschnecken von ihrer Gebrauchsweise abzuleiten; wer aber weiß, daß die

Digitized by Google

Zähne der Schnecken, weit entfernt von dem Orte ihrer späteren Benutzung, in einem kleinen, dicht mit Zellgewebe erfüllten Pharynxdivertikel sich anlegen und ihre fertige Form erhalten, lange bevor sie gebraucht werden, wird diesen Gedanken sofort fallen lassen. Die Geweihe der Hirsche und die Hörner der Wiederkäuer kann man ohne Bedenken in ihrer phyletischen Entstehung darauf zurückführen, daß die Vorfahren mit den Stirnbeinen gegeneinander stießen und diese Knochen reizten, weil die Tiere jetzt noch von Jugend an diese Gewohnheit zeigen; fraglich aber ist es, ob die Nasenhörner der Rhinozerosse, der riesige Schnabelaufsatz des Nashornvogels oder gar die Kopfauswüchse vieler Lamellicornier (Käfer) als aktive Anpassungen gedeutet werden dürfen. Das Wüstenhuhn (*Syrrhaptes paradoxus*) und die Lagopiden und Schnee-Eulen sind an den Zehen mit Federn bekleidet, vermutlich um das Einsinken in den Sand bzw. in den Schnee zu erschweren; es ist zwar nicht wahrscheinlich, aber doch nicht mit Sicherheit auszuschließen, daß der beim Auftreten ausgeübte Reiz die Zehenbefiederung hervorgerufen hat. Unentschieden bleibt, ob bei der allmählichen Entstehung der Klapper der Klapperschlange (Fig. 10) der beim Vibrieren der Schwanzspitze ausgeübte Reiz von Bedeutung gewesen ist oder nicht. Wenngleich also manche Anpassungen nicht mit Sicherheit in die Kategorie der aktiven oder in die der passiven eingereiht werden können, so gibt es doch zahllose Fälle, bei deren Entstehung oder Vervollkommnung der Funktionsreiz mit Sicherheit auszuschließen ist.

Fig. 10. Klapper der Klapperschlange (*Crotalus*). Natürl. Größe. (Original.) Sie besteht aus einer Anzahl von Hornringen an der Spitze des Schwanzes und erzeugt ein eigentümliches Geräusch (Warnsignal), indem sie in zitternde Bewegung versetzt wird. So werden Angriffe schlangenfressender Tiere und damit eine unnütze Vergeudung des Giftes vermieden.

Die vorstehenden Erörterungen waren notwendig, um dem Leser die ungeheuere Fülle und Verschiedenartigkeit der Anpassungserscheinungen ins Gedächtnis zurückzurufen, die vom einfachsten Ei und der niedrigsten Amöbe an bis hinauf zum Herrn der Schöpfung uns auf Schritt und Tritt überraschen.

Wenden wir uns nun zu unsrer speziellen Aufgabe, der Widerlegung des ersten Einwandes, welcher die organische Zweckmäßigkeit als Problem überhaupt nicht anerkennt, sondern von der exakten Biologie nur den Nachweis physikalisch-chemischer Gesetzmäßigkeiten fordert, so ist es klar, daß die Anpassungen eine Erklärung erheischen.

Digitized by Google

Gerade in ihnen spricht sich ja der fundamentale Gegensatz zwischen der Welt der Lebewesen und der toten Materie aus, und sie ignorieren hieße der Biologie ihr wichtigstes Forschungsgebiet vorenthalten. Wie man ein Gemälde oder eine Symphonie nicht allein durch Ätherwellen bzw. Luftschwingungen erklären kann, sondern die ästhetischen Gefühle des Menschen und die Zeitepoche zu berücksichtigen hat, wie man volles Verständnis für eine Maschine nicht gewinnt, wenn man bloß die in ihr wirkenden physikalischen Kräfte kennt, sondern erst dann, wenn man die Idee, von welcher sich der Erbauer leiten ließ, und den Zweck, den sie zu erfüllen hat, durchschaut, so darf ein Tier und eine Pflanze nicht bloß als ein Komplex chemisch-physikalischer Prozesse betrachtet werden, welche mit den Mitteln der modernen Physiologie näher zu untersuchen sind, sondern sie müssen daneben biologisch als zweckmäßig konstruierte Glieder in der Kette des Naturganzen aufgefaßt werden. Von diesem Standpunkt aus hat uns Darwin durch seine Selectionslehre eine mechanische Erklärung für das Entstehen vieler Anpassungen gegeben, indem er zeigte, daß das Schicksal jedes Lebewesens nicht nur von den im Ei schlummernden oder durch die Nahrung zugeführten Spannkräften, sondern mit Notwendigkeit auch abhängt von zahllosen belebten und unbelebten Faktoren der Außenwelt, welche zusammen den »Kampf ums Dasein« bedingen. Da diese Faktoren selbst wieder in letzter Linie auf chemisch-physikalischen Kräften beruhen, so tritt diese Betrachtungsweise nie aus dem Rahmen der exakten Naturwissenschaft, sondern erhebt sich nur auf ein höheres Niveau, indem sie der Erkenntnis der direkt im Organismus wirkenden Ursachen diejenige der das Leben beeinflussenden äußeren Bedingungen hinzufügt.

Gegen die utilitaristische Betrachtungsweise wird häufig der Vorwurf erhoben, sie entbehre meist der exakten Begründung. Man begnüge sich in der Regel, für irgend eine Struktur oder Bildung die Möglichkeit eines bestimmten Nutzens auszudenken, um dann sofort zu schließen, daß sie auch tatsächlich diesem Zwecke diene. Bateson (s. o. S. 10) behauptet sogar: »Für jeden Variationsfall gibt es hundert Wege, auf denen er nützlich oder schädlich sein kann.« Dieser Vorwurf ist gewiß oft genug berechtigt, denn bei ungenügender Kenntnis der Lebensweise eines Tieres oder einer Pflanze ist man nur zu oft auf Vermutungen oder auf Analogieschlüsse angewiesen. Zuzugeben ist auch, daß eine Eigenschaft je nach den Umständen nützlich oder schädlich sein kann, wie z. B. ein großer Kopf bei der Geburt eines Kindes als Zeichen eines großen Gehirns von Vorteil,

Digitized by Google

als Geburtshindernis von Nachteil sein kann. Je genauer die normalen Lebensverhältnisse erkannt sind, desto seltener wird man jedoch im Zweifel sein, welche Bestimmung ein organisches Element hat und ob es demgemäß als nützlich, schädlich oder indifferent zu beurteilen ist. Für die besterforschten Organismen, den Menschen und die Haustiere, ist die Zahl solcher Bildungen, deren Bedeutung im Körperhaushalt völlig rätselhaft ist, sehr klein. Ebenso klar ist auch, daß unsre Unkenntnis in irgend einem speziellen Falle nichts gegen die Berechtigung der funktionellen Betrachtungsweise im allgemeinen besagt.

Ebenso bedeutungslos ist der oft erhobene Einwand (s. z. B. Krašan 1903, S. 34), mit dem Nachweis des Nutzens einer organischen Bildung sei nichts gewonnen, denn es sei nichts damit »erklärt«. Die Wissenschaft hat die Aufgabe, alle gesetzmäßigen Beziehungen der Naturobjekte darzustellen, dazu gehören nicht zum wenigsten diejenigen, welche auf das Leben fördernd oder hindernd einwirken.

Neuerdings hat Goette (1898) die Anpassungen als selbstverständliche Erscheinungen hingestellt, die sich mit Notwendigkeit aus den elementaren Naturkräften ergeben, wie etwa die bunten Farben des Regenbogens aus der Lichtbrechung, und die daher ohne Rücksicht auf den individuellen Nutzen zu betrachten sind. »Der Formenwechsel und die Anpassungen sind also lediglich eine notwendige Vorbedingung für die Existenz der Tierwelt, und der Vorgang im ganzen ist die Erscheinung einer Gesamtentwicklung, eines historischen Geschehens, dessen Ursachen nicht sowohl im individuellen Nutzen und in dem Kampf ums Dasein gegen andre Tiere zu suchen sind, als vielmehr in dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts« (S. 26). »Aus dem Begriff der Anpassung ist ferner das Nützlichkeitsprinzip ebenso wie ein unbedingtes Vervollkommnungsprinzip zu eliminieren, und an ihre Stelle das Gesetz der organischen Fortentwicklung als notwendige Bedingung für die Selbsterhaltung des Tierreichs zu setzen« (S. 30).

Ich halte diese direkt gegen die Darwinsche Lehre gerichteten Sätze nicht für richtig und gehe daher kurz darauf ein, wie Goette seine Anschauungen zu beweisen sucht. Nachdem er die vorzügliche Anpassung, welche die Hand des Maulwurfs zum Graben zeigt, geschildert hat, wirft er die Frage auf (S. 22):

»Können wir nun diese geradezu bewunderungswürdige Einrichtung der Vorderbeine des Maulwurfs eine für ihn nützliche nennen?« und verneint dieselbe dann mit der folgenden Antwort (S. 23):

Digitized by Google

»Sie ist ihm unentbehrlich; Nützlichkeit oder Vorteil ist aber nicht gleichbedeutend mit Unentbehrlichkeit. Der Vorteil bedeutet eine Verbesserung gegenüber einem weniger vollkommenen Zustand, erweist sich also in unserm Fall aus der Vergleichung der neuen Abänderung mit dem früheren Zustand desselben Organs. Die Vorderbeine des Maulwurfs sind daher nicht an sich nützliche Organe, sondern es könnte nur bei ihrer Entstehung aus weniger gut zum Graben geeigneten Beinen diese Abänderung sich als vorteilhaft erwiesen und deshalb ausgebreitet haben.«

Diese Antwort ist unrichtig und gleichzeitig unklar. Unentbehrlichkeit ist der höchste Grad des Nutzens. Wenn ein Organ unentbehrlich ist, so ist es von vitaler Bedeutung, d. h. sein Vorhandensein oder Fehlen entscheidet über Leben oder Tod. Goette widerspricht sich also, wenn er die Grabschaufel des Maulwurfs in demselben Absatze für »unentbehrlich« und »nicht an sich nützlich« erklärt. Unklar wird die Antwort dadurch, daß er die Frage nach der Nützlichkeit vermengt mit derjenigen nach der Entstehung. Die Grabschaufel bleibt nützlich, gleichviel ob sich ihr gegenwärtiger Zustand aus einer niederen oder höheren Stufe der Leistungsfähigkeit entwickelt hat.

Zusammenfassung: Der erste Einwand, daß die Organismen nur als chemisch-physikalische Komplexe zu studieren sind und die Anpassungen kein Forschungsproblem darstellen, ist nicht berechtigt. Gerade die Anpassungen, d. h. die das Leben des Individuums oder der Art fördernden Einrichtungen, bilden einen Hauptunterschied zwischen den belebten und den toten Körpern. Von einer anorganischen Zweckmäßigkeit kann man nur reden, wenn man die leblose Materie in Beziehung bringt zu den Organismen, sie existiert jedoch nicht für die tote Körperwelt an sich. Daher muß es eine Hauptaufgabe der descendenz-theoretischen Biologie sein, die Entstehung der Anpassungen verständlich zu machen.

Zweiter Einwand

von Nägeli, Spencer, v. Hartmann, Wigand, Wundt, Eimer, Wolff, Emery, Henslow, Dreyer und vielen andern:

Der Darwinismus erklärt nicht den Ursprung der Variationen, sondern nur das Überleben der nützlichen Abänderungen.

Dieser Vorwurf ist dem Darwinismus sehr häufig gemacht worden, namentlich von seiten der Philosophen. Um nur einige Beispiele

Digitized by Google

herauszugreifen, so nennt E. v. Hartmann (1875, S. 94) den Kampf ums Dasein einen »Handlanger der Idee«, Wundt sieht in dem Prinzip der Auslese ein bloßes »Hilfsmoment der Artentwicklung«, Nägeli (1884, S. 18) vergleicht die Selection mit einem Gärtner, welcher die Äste eines Baumes beschneidet und dann von Kindern leicht für die eigentliche Ursache, daß sich Äste und Zweige bilden, gehalten wird. Eimer variiert immer wieder, bald in dieser, bald in jener Form seinen »Fundamentaleinwurf«, daß »die Zuchtwahl nichts Neues schaffen, sondern nur mit schon Vorhandenem, und zwar mit schon Nützlichem arbeiten kann«, Dreyer (1892, S. 76) erklärt die Selection für einen äußerlichen, negativ-regulierenden, aber nicht innerlichen, positiv-konstruierenden Faktor, und H. de Vries (1901, S. 150) behauptet dasselbe mit den Worten: »daß Arten durch den Kampf ums Dasein und durch die natürliche Auslese nicht entstehen, sondern vergehen«. Endlich drücken viele Forscher den gleichen Gedanken kurz und bündig mit den Worten aus: »die Selection wirkt nur negativ«.

Derartige Äußerungen tun der Tragweite und Bedeutung der Selectionslehre keinen Abbruch; aus ihnen folgt nur, daß sie nicht alles zu erklären vermag, sondern, wie jede andre Theorie, von gewissen Voraussetzungen ausgeht, deren Begründung sie der weiteren Forschung überläßt, die sie selbst aber auf Grund der Empirie als gesicherte Tatsachen ansieht. Diese Prämissen Darwins sind die Variabilität mit ihrem Material an erblichen Abänderungen und der Kampf ums Dasein infolge der von den belebten und unbelebten Kräften der Natur ausgehenden Gefahren und Angriffe. Obwohl er sich eingehend mit dem Ursprung der Variationen beschäftigt hat, vielleicht mehr als irgend ein andrer Forscher vor ihm oder nach ihm, geht doch klar aus allen seinen Schriften hervor, daß er diese Frage für ungelöst hält. An der Existenz von Variationen hingegen ist nicht zu zweifeln, und sie müssen mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die Wohlfahrt des Tieres entweder nützlich, indifferent oder schädlich sein. Um allen Mißverständnissen vorzubeugen, hat er selbst an verschiedenen Stellen betont, daß die Variabilität durch die natürliche Zuchtwahl nicht erklärt wird. So sagt er z. B. in seinem Hauptwerk am Anfange des vierten Kapitels (S. 101): »Einige Schriftsteller haben den Ausdruck natürliche Zuchtwahl mißverstanden oder unpassend gefunden. Die einen haben selbst gemeint, natürliche Zuchtwahl führe zur Veränderlichkeit, während sie doch nur die Erhaltung solcher Abänderungen einschließt, welche dem Organismus in seinen eigentümlichen Lebens-

Digitized by Google

beziehungen von Nutzen sind«, und in seinem Werke über das Variieren der Tiere und Pflanzen, II, S. 284, hebt er von der Naturauslese hervor: »ihre Tätigkeit hängt absolut ab von dem, was wir in unsrer Unkenntnis spontane oder zufällige Variabilität nennen«. Dann fährt er fort, indem er sich über das Verhältnis von Variabilität und Zuchtwahl äußert. Er nimmt an, ein Architekt habe aus sehr verschieden geformten Steinen, welche durch Absturz von einem Bergabhang entstanden sind, ein Haus zu bauen. Die Form eines jeden Steins ist durch Naturgesetze bestimmt. »Gelingt es unserm Architekten ein schönes Gebäude durch Benutzung der ungefähr keilförmigen Fragmente zu den Bogen, der längeren Steine zu den Säulen usw. aufzuführen, so würden wir seine Geschicklichkeit selbst in einem noch höheren Grade bewundern, als wenn er für diesen Zweck geformte Steine benutzt hätte. Dasselbe gilt für die Zuchtwahl, mag sie der Mensch oder die Natur angewendet haben. Denn ist auch die Variabilität unentbehrlich notwendig, so sinkt, wenn wir einige sehr komplizierte und ausgezeichnet angepaßte Organismen betrachten, die Variabilität in eine völlig untergeordnete Stellung hinsichtlich ihrer Bedeutung im Vergleich zur Zuchtwahl, in derselben Weise, wie die Form eines jeden Fragments, welches unser angenommener Architekt benutzt hat, im Vergleich zu seiner Geschicklichkeit bedeutungslos ist.« In seinem dem Lamarckismus gewidmeten Kapitel 23 (Var. II) schreibt Darwin (S. 311): »Die direkte Einwirkung der Lebensbedingungen, mögen sie zu bestimmten oder unbestimmten Resultaten führen, ist eine von den Wirkungen der natürlichen Zuchtwahl vollständig verschiedene Betrachtung; denn natürliche Zuchtwahl hängt von dem Überleben der unter verschiedenen und komplizierten Umständen am besten angepaßten Individuen ab, hat aber durchaus gar keine Beziehung zu der primären Ursache irgend einer Modifikation des Baues.«

Solche Zitate, deren Zahl[1]) noch leicht vermehrt werden könnte, beweisen klar, daß Darwin nie behauptet hat, daß die Selection den Ursprung der Variationen erkläre, sondern daß er vollständig einsah, daß die Variabilität das Primäre, die Zuchtwahl das Sekundäre ist. Dasselbe gilt für Wallace, Haeckel, C. Vogt, Weismann, Romanes, Jäger, Roux und viele andre, welche sich um den Ausbau des Darwinismus verdient gemacht haben. Mir ist von wirklichen Forschern nicht einer bekannt, welcher dieses leicht zu durchschauende

---

[1]) S. die Anmerkung am Schlusse dieses Einwandes, und Darwin, Var. II, die ersten Sätze von Kap. 20.

Digitized by Google

Verhältnis von Variabilität zu Selection verkehrt aufgefaßt hätte. Dagegen will ich gern zugeben, daß in der Flut von populären Schriften, welche sich mit der »Affenabstammung des Menschen« beschäftigen, manche in dieser Hinsicht übers Ziel hinausgeschossen haben. Der obige Einwand ist also in Wirklichkeit gar keiner, sondern besagt nur das, was Darwin und seine Nachfolger selbst behauptet haben. Bei dieser Sachlage bleiben aber noch zwei Fragen zu beantworten übrig:

1. Welche Rolle spielt innerhalb des Evolutionsproblems die Variabilität im Vergleich mit der Zuchtwahl?

2. Zugegeben, daß die Selection nur eliminierend wirkt, kann man dann mit Recht behaupten, sie sei bloß ein negativer Faktor und schaffe nichts Positives?

Was die erste Frage betrifft, so ist die ganze Skala der Anschauungen von einem Extrem bis zum andern vertreten worden. Diejenigen Forscher, welche wie Darwin, Wallace und Weismann die ganze Descendenzlehre unter dem Gesichtswinkel der Anpassungen betrachten, bewerten die Selection ungleich höher als die Variabilität. Für Darwin ist sie, wie obiges Zitat zeigt, der Architekt der Natur, welcher aus dem Massenmaterial der Variationen diejenigen ausliest, mit denen sich der Wunderbau der organischen Anpassungen aufführen läßt, und Weismann prägte das viel angefeindete Wort von der »Allmacht der Naturzüchtung«. Auf der andern Seite stehen diejenigen Forscher, welche sich in erster Linie für die Veränderungsfähigkeit der Organismen interessieren und hierin den Kernpunkt des Evolutionsproblems sehen. Sie erklären: die Frage nach dem Ursprunge der Abänderungen ist ungleich wichtiger als diejenige, welche Variationen erhalten bleiben; jene stellt das eigentliche Problem dar, diese ist nur von untergeordneter Bedeutung. In diesem Sinne geht z. B. Wolff (1898, S. 37) sogar so weit, zu behaupten: »Wenn gezeigt ist, daß die Theorie von der Auslese des Bessern nichts erklärt, so hat die Frage, ob eine solche Auslese überhaupt stattfindet, nur ein sehr untergeordnetes Interesse.« Es ist ohne weitere Beweisführung klar, daß beide Standpunkte ihre Berechtigung haben und sich nicht gegenseitig ausschließen. Die Erklärung der Variationen im allgemeinen ist das einfachere Problem, und alle Fortschritte nach dieser Richtung, wie sie namentlich die in jüngster Zeit neu aufblühende experimentelle Zoologie (Roux) und Botanik (Klebs) gezeitigt haben, sind mit Freude zu begrüßen. Die Erklärung der Anpassungen ist das kompliziertere Problem und dasjenige, dessen Lösung Darwin erstrebte. Wer ihm gerecht werden will,

Digitized by Google

muß sich daher zunächst einmal auf seinen Standpunkt stellen und obige Frage so formulieren: Welche Rolle spielt bei der Erklärung der Anpassungen die Variabilität im Vergleich mit der Zuchtwahl? Ist die eine höher zu bewerten als die andre?

Die Antwort ist nicht schwer zu geben. Es handelt sich um den alten Streit, ob die direkte Ursache einer Erscheinung oder ob eine oder mehrere Bedingungen für das Inkrafttreten der Ursache wichtiger sind. Der Streit ist offenbar müßig, denn beide sind gleich wichtig, weil beide zusammenwirken müssen. Wenn ein Körper von einer schiefen Ebene hinabgleitet, so ist die Schwerkraft die direkte Ursache, aber die Neigung und die glatte Oberfläche der Unterlage sind die notwendigen Bedingungen zu ihrer Betätigung, und ohne daß beide zusammentreffen, kommt der Körper nicht ins Gleiten. In der organischen Natur ist das Problem der Probleme die Zweckmäßigkeit. Diese zu einer Fundamentaleigenschaft der organischen Substanz zu erheben, wie die Vitalisten es wollen, geht nicht an, weil es zahllose Unvollkommenheiten und indifferente Merkmale gibt, welche beweisen, daß das organische Geschehen nicht immer Zweckmäßiges erzeugt. Das Lamarcksche Prinzip des Gebrauchs kommt höchstens in Frage für die aktiven Anpassungen, und ich werde im Schlußkapitel dartun, daß es allein für sich, ohne Mitwirkung der Selection, nicht einmal zur Erklärung vieler funktioneller Anpassungen ausreicht. Ebensowenig kann man komplizierte Anpassungen, etwa Sinnesorgane, ausschließlich erklären aus dem regellosen Wechsel der physikalisch-chemischen Reize der Außenwelt. Wenn nun trotzdem die Anpassungen die Organismen in erster Linie beherrschen, so kann dies nur die Folge besonderer Bedingungen sein, welche Darwin in dem Kampf ums Dasein und der Selection nachgewiesen hat und die als solche für die Erklärung der Anpassungen ebenso wichtig sind wie die Faktoren, welche die Variabilität veranlassen. Ähnlich liegen die Verhältnisse für die Erzeugnisse der menschlichen Industrie, deren rapide Fortschritte direkt auf dem Erkenntnisvermögen, indirekt auf der Konkurrenz beruhen. Niemand wird behaupten, daß die Vervollkommnung der Automobile nur eine Folge der Wettfahrten und der Konkurrenz sei, aber ebenso irrig wäre es, die große Bedeutung des Wettbewerbes, welcher beständig zu neuem Nachdenken und neuen Versuchen zwingt, zu leugnen. Im übrigen sind Variabilität und Selection inkommensurable Größen; sie entbehren eines gemeinsamen Maßstabes und können daher in Einzelheiten nicht miteinander ver-

Digitized by Google

glichen werden. Man kann daher nur sagen: Für die Entstehung der Anpassungen sind drei Faktoren von der gleichen fundamentalen Bedeutung: die Variabilität, welche eine Fülle von Abänderungen, brauchbaren und unbrauchbaren, schafft; die Selection, welche die nützlichen ausliest; und die Vererbung, welche sie festhält.

Unsre zweite Frage lautete: Ist die Zuchtwahl nur als ein negativer Faktor anzusehen, oder schafft sie auch positiv? Soll der Ausdruck »positiv schaffen« einen Sinn haben, so kann damit nur gemeint sein, daß die Selection Zustände schafft, welche ohne ihr Vorhandensein fehlen würden. Wenn ich mir auf dem Tempelhofer Felde alle jungen Männer von 18—20 Jahren, welche in Berlin leben, vereinigt denke, einschließlich aller Kranken, Krüppel und Idioten, und wenn ich dann mit dieser Schar die frischen Gestalten unsrer Regimenter bei der Frühjahrsparade vergleiche, so leuchtet jedem ein, was sich durch Auslese erreichen läßt, und daß diese »positiv« zu wirken vermag. Nehme ich eine ähnliche Auslese auch für den weiblichen Teil der Bevölkerung an und lasse ferner nur die so auserwählten Männer und Frauen zur Fortpflanzung gelangen, so wird sich der positive Einfluß dieser Maßnahme bei der nächsten Generation auf das deutlichste offenbaren und indirekt auch auf die späteren einwirken. Welche Erfolge hat nicht die Zuchtwahl bei den domestizierten Tieren und Pflanzen aufzuweisen, die ohne sie nie erreicht worden wären! Die Behauptung, die Selection wirke nur negativ, zeugt entweder von Gedankenlosigkeit oder sie beweist eine außerordentliche biologische Kurzsichtigkeit. Ganz mit Recht schreiben die Vettern Sarasin (1899, S. 239): »Die Wirkung der Auslese sehen wir in dem in jeder Periode der Erdgeschichte vorhandenen Mosaik von Lebewesen.« Hinzuzufügen ist diesem Satze nur noch: da jedes Mosaik einer Periode abhängt von dem der vorhergehenden, so ist es klar, daß jeder Eliminationsprozeß nicht nur auf die Gegenwart einwirkt, sondern in Wahrheit die ganze Zukunft beeinflußt.

Es ist Darwin verschiedentlich der Vorwurf gemacht worden, daß er sein Hauptwerk »Über den Ursprung der Arten« betitelte. Wie Romanes (1895, S. 185 ff.) vortrefflich ausgeführt hat, bietet die Selectionstheorie nur eine Erklärung für die adaptiven Artmerkmale, aber nicht für die indifferenten Charaktere, auf denen sehr häufig die Trennung nah verwandter Species beruht. Man darf aber nicht vergessen, daß Darwin von der Ansicht ausging, daß an sich indifferente Merkmale nicht selten korrelativ mit nützlichen verbunden sind (z. B. eine bestimmte Hautfarbe mit Immunität gegen gewisse

Digitized by Google

Erkrankungen). Immerhin sind genug Eigenschaften bekannt, denen man selbst bei genauester Kenntnis der Biologie keinen Nutzen zuschreiben kann (Stirnfleck des Löwen). Es wäre daher, wie schon v. HARTMANN (1875, S. 4) bemerkt, ohne Zweifel richtiger gewesen, dem Werke die Überschrift »Über den Ursprung der Anpassungen« zu geben, denn viele Mißverständnisse wären hierdurch vermieden worden. Gegenwärtig fällt dieser zu weit greifende Titel weniger ins Gewicht, da man annehmen kann, daß in dem fast fünfzigjährigen Kampf der Meinungen wenigstens dieser Cardinalpunkt geklärt ist. Auf die Ansichten von WALLACE, daß alle specifischen Merkmale adaptiver Natur sind, gehe ich erst später bei der Erörterung der Tragweite des Selectionsprinzips kurz ein. Zuzugeben ist auch, daß DARWIN anfangs die Bedeutung der Auslese überschätzt hat; je älter er wurde, desto mehr sah er ein, daß sie nur ein Faktor der Artumwandlung neben vielen andern ist. Wer will es dem Meister verübeln, wenn er in der Wertschätzung des von ihm entdeckten Prinzips stellenweise zu weit geht, oder wenn er nicht selten, um kurz zu sein, von ihm in bildlicher Ausdrucksweise wie von einem persönlichen Faktor[1]) spricht! Da ein fester Maßstab fehlt, so ist es nur natürlich, daß DARWIN häufig die eine Seite der Gleichung vergißt, um die andre dafür um so ausführlicher zu behandeln.

Zusammenfassung: Der zweite Einwand, daß der Darwinismus nicht den Ursprung der Variationen, sondern nur das Überleben der nützlichen Abänderungen erklärt, ist kein Argument gegen die Selectionstheorie, da er nur das besagt, was diese selbst behauptet. Gibt man ihm die Form, daß man sagt, für die Erklärung der Anpassungen sei die Erkenntnis der Variationsursachen wichtiger als diejenige des Eliminationsprozesses, so verfällt man in einen Irrtum, denn beide sind gleich wichtig. Ebenso unrichtig ist es, die Selection als einen nur negativ wirkenden Faktor anzusehen.

---

[1]) So spricht DARWIN z. B. in Variieren I, S. 7, von der »fortgesetzten Erzeugung neuer Formen durch natürliche Zuchtwahl«, aber auf derselben Seite hebt er hervor: »Der Kürze wegen spreche ich zuweilen von der natürlichen Zuchtwahl, wie von einem geistigen Vermögen, in derselben Weise wie die Astronomen von der Gravitation sprechen, welche die Bewegungen der Planeten dirigiere, oder wie Landwirte davon sprechen, daß der Mensch die Haustierrassen durch sein Zuchtwahlvermögen hervorbringe. In dem einen wie in dem andern Falle ist durch die Zuchtwahl nichts ohne die Variabilität zu erreichen, und diese hängt in irgend einer Weise von der Einwirkung der umgebenden Verhältnisse auf den Organismus ab.«

Digitized by Google

Dritter Einwand

von Wigand (1874, S. 93, 204), Nägeli (1884, S. 360), Pfeffer (1894, S. 19), Kassowitz (1899, S. 120ff.), Reinke (1899, S. 363) und andern:

> Darwin begründet die natürliche Zuchtwahl mit der künstlichen, beide Vorgänge sind aber so verschieden, daß man aus dem einen keine Schlüsse, die für den andern Gültigkeit haben, ziehen kann.

Dieser Einwand ist ohne Zweifel bis zu einem gewissen Grade berechtigt. Zwischen der natürlichen und der künstlichen Zuchtwahl bestehen gewisse Unterschiede, beide arbeiten mit verschiedenen Mitteln und unter differenten Bedingungen und erzielen daher abweichende Resultate. Da aber das Objekt in beiden Fällen das gleiche ist, nämlich der tierische oder pflanzliche Organismus, und da auch die Wirkungsweise beider Selectionsformen im Prinzip dieselbe ist, insofern nur solche Individuen zur Fortpflanzung gelangen, welche gewissen Anforderungen genügen, so lassen sich wertvolle Erfahrungen auf dem einen Gebiete sammeln und dann auf das andre übertragen. Beide Formen der Auslese sind offenbar analoge Prozesse, deren charakteristische Merkmale und deren Gegensätze zueinander aus der folgenden Tabelle zu ersehen sind, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Merkmale und Resultate der natürlichen Zuchtwahl nicht so sicher beobachtet werden können, wie diejenigen der künstlichen.

A. Künstliche Zuchtwahl des Menschen	**B. Natürliche Zuchtwahl,** bewirkt durch den Kampf ums Dasein,
1. beruht auf dem Willen und der Intelligenz des Züchters (abgesehen von den selteneren Fällen der »unbewußten Züchtung«, siehe Darwin, Entstehung, S. 53 und Var. II, S. 240) und verfolgt ein bestimmtes Ziel durch planmäßige Verbesserung gewisser Charaktere (Veredelungsauslese). Darwin nennt sie daher auch »methodische Zuchtwahl«.	beruht auf dem willen- und vernunftlosen Zusammenwirken von belebten und unbelebten Naturkräften. Ein Ziel ist nicht vorhanden, sondern je nach den äußeren Verhältnissen kann die Organisation allmählich komplizierter oder auch einfacher (manche Parasiten) werden.
2. besteht in einer Erwählung, Election, der besten Individuen zur Fortpflanzung, welche möglichst ausgeprägte Charaktere zeigen, aber meist nur in geringer Anzahl vorhanden sind.	besteht in der Ausmerzung, Elimination, der minderwertigen Individuen, wodurch die besser organisierten allein zur Fortpflanzung übrig bleiben. Dabei handelt es sich meist um geringfügige Unterschiede, die bei zahlreichen Individuen einer Rasse vorkommen.

Digitized by Google

3. Völlige Isolation (Reinzucht) der ausgelesenen Individuen fast immer vorhanden.	Reinzucht vielfach erschwert durch die Möglichkeit einer Kreuzung mit der Stammform, da deren Elimination längere Zeit währt.
4. führt häufig zu unzweckmäßigen und exzessiven Bildungen oder zu krankhaften Dispositionen, so daß die Gesamtkonstitution darunter leidet.	bewirkt keine Störung der Gesamtorganisation, sondern nur Verbesserungen (Anpassungen).
5. führt verhältnismäßig sehr rasch zu neuen Formen.	führt vermutlich sehr langsam zu neuen Arten, denn sonst müßte das Auftreten solcher neuer Formen häufiger beobachtet werden.
6. Die Kulturrassen einer Art bleiben in der Regel untereinander und mit der Stammform fruchtbar.	Die in größerer Individuenzahl auftretenden Naturrassen (Pluralvariationen) einer Art pflegen sich nicht zu kreuzen in der Freiheit, weil sie entweder getrennte Wohngebiete haben oder durch verschiedene Lebensweise isoliert gehalten werden (vgl. Kap. IV, Isolationsmittel). Sind aus ihnen getrennte Arten geworden, so sind sie in der Regel untereinander unfruchtbar.

Die hier aufgeführten Unterschiede sind von vielen Forschern übertrieben worden, um daraus einen prinzipiellen Gegensatz zwischen beiden Selectionsformen und damit den obigen Einwand abzuleiten. In Wahrheit fehlen aber scharfe Unterschiede, wenn man davon absieht, daß in dem einen Falle der Mensch, in dem andern die freie Natur die Zuchtwahl veranlaßt. Ich lasse zum Beweise noch einige erläuternde Zusätze folgen.

Ad 1. Die »unbewußte künstliche Zuchtwahl« steht der natürlichen offenbar sehr nahe, denn hier fehlen Absicht und Ziel des Züchters. Auf der einfachsten Stufe der Domestikation, wenn der Mensch irgend eine Tier- oder Pflanzenart in seiner Nähe hält, nur weil sie sein Auge erfreut oder ihn sonstwie belustigt, findet eine unbewußte Auslese statt, indem nur diejenigen Individuen, welche die neue Umgebung, die veränderte Ernährung und die Lebensweise des Menschen (Ackerbauer oder Nomade, Jäger oder Fischer) zu ertragen vermochten, zur Fortpflanzung gelangten. Daß die unbewußte Zuchtwahl bei unsern Kulturpflanzen und -Tieren andauernd eine große Rolle spielt, haben Darwin (Var. II, S. 240–247) und neuerdings Fruwirth (1905, S. 202) überzeugend ausgeführt. Ein Analogon zu dieser unbewußten Zuchtwahl des Menschen kehrt in der »Amical-Selection« (Wasmann) der Ameisen und Termiten wieder, wenn nämlich diese sozialen Insekten gewisse Käfer und Fliegen züchten und

Digitized by Google

dabei unbewußt diejenigen bevorzugen, deren Secrete ihnen am meisten zusagen. Vgl. hierzu Kap. II, II. — Reinke (1899, S. 375) meint, die natürliche und die künstliche Selection wären nicht einmal analog, »denn in dieser wird die Richtung der Abänderung durch den Willen des Züchters vorgezeichnet, während jener ein solcher richtender Einfluß keineswegs innewohnt«. Es ist klar, daß ein richtender Einfluß auch der natürlichen Zuchtwahl nicht abgeht, indem der Nutzen und die Tendenz, den jeweiligen Lebensbedingungen sich möglichst anzupassen, die Bahn der Weiterentwicklung bestimmt.

Ad 2. Pfeffer (1894, S. 19) sieht einen Gegensatz darin, daß der Züchter positiv zum Leben, der Kampf ums Dasein negativ zum Sterben auswählt, und ähnlich drücken sich Emery (1893, S. 417), Ortmann (1896, S. 179) und de Vries (1901, S. 150, siehe das Zitat auf Seite 30) aus. Dieser Gegensatz besteht nur scheinbar, denn erstens überliefert der Züchter diejenigen Tiere oder Pflanzen, welche zur Zucht nicht verwandt werden sollen, in der Regel einem künstlichen Tode, und zwar immer, wenn er zielbewußt auf die Verbesserung der Rasse hinarbeitet, und wirkt also dadurch negativ eliminierend, und zweitens ist es klar, daß der Kampf ums Dasein durch Vernichtung eines Teils der Individuen den Rest positiv zum Leben auswählt. Es bleibt also nur ein rein äußerlicher Unterschied in der Zeitfolge übrig: der Mensch liest zuerst aus und eliminiert darauf, während die Natur erst tötet und dadurch auswählt. Drittens kommt auch in der freien Natur eine positive Auslese zuweilen vor. Siehe darüber Kap. II, II bei »eigentlicher Selection«. — de Vries (1906, S. 489) will den Begriff »Election« beschränken auf eine Auslese der besten Individuen innerhalb einer Unterart (elementaren Art, erblichen Variation), während er die Auslese der besten Unterart aus vielen verwandten Unterarten als Selection bezeichnet. Diese Unterscheidungen sind nicht glücklich und müssen zu Mißverständnissen führen. Der Vorgang der Election bleibt derselbe, ob er innerhalb einer Rasse oder zwischen verschiedenen Rassen ausgeführt wird, und deshalb darf dieser allgemeine Begriff nicht auf einen Spezialfall eingeengt werden.

Ad 3. Völlige Reinzucht ist zwar das Ideal des Züchters, aber es wird häufig nicht erreicht, z. B. wenn die schädlichen Folgen der Inzucht den Züchter zwingen, zur Blutauffrischung eine neue Rasse oder die alte Stammform zu benutzen, oder wenn bei Pflanzen die ausgewählten Exemplare sich nicht ausschließlich unter sich befruchten, sondern wenn Wind oder Insekten den Pollen von verwandten, in der Nähe wachsenden Rassen gelegentlich herbeiführen, was als »Vicinismus« bezeichnet wird.

Digitized by Google

Ad 4. Unzweckmäßige Domestikationserscheinungen sind z. B. bei Hühnern: die das Auge verdeckende Haube der Houdans (Fig. 11) und der Paduaner, der riesige Kamm der Minorcas, welcher bei den Hennen über das eine Auge fällt und das Sehen behindert; die Beinfedern

Fig. 11. Hühnerrassen nach Romanes. *a* Rosenkamm eines Hamburger Hahns; *b* Houdan; *c* Cochin; *d* Polnische Rasse; *e* Italiener; *f* Silbersprenkliger Hamburger, ♂ und ♀; *g* Malaie.

Digitized by Google

(Hosen) der Cochins (Fig. 11) und Brahmas; die bruchartige Gehirnausstülpung der Houdans, welche zuweilen apoplektische Zustände veranlaßt; der Verlust des Brutinstinktes mancher Rassen; die umgebogenen Federn der Strupphühner, wodurch die Haut bloßgelegt und dem Regen ausgesetzt wird. Ferner bei Tauben: Beinfedern mancher Rassen, die enormen blumenkohlartigen Schnabelwarzen mancher türkischer Tauben. Bei Kanarien (Norwich-Rasse): Kopfhaube, welche die Augen fast völlig verdeckt, wobei nicht selten Blindheit auftritt (Fig. 12). Bei Schweinen und Rindern die Seuchenempfänglichkeit mancher hochgezüchteten Rassen. Gefüllte Blüten und kernlose Früchte bei Pflanzen. Anderseits sind unzweckmäßige und exzessive Bildungen aber auch bei Wildformen weit verbreitet (siehe Register).

Ad 5. DE VRIES (1901, S. 65) erwähnt folgende charakteristische Beispiele: LÉVÉQUE DE VILMORIN hat die wilde Mohrrübe (Daucus carota) in drei bis fünf Generationen so weit gebracht, daß die Wurzeln ebenso fleischig und ebenso als Gemüse zu brauchen waren, wie bei den gewöhnlichen Kulturformen. Ebenso hat CARRIÈRE in fünf Jahren aus dem wilden Radies mit kleinen, nicht eßbaren Wurzeln eine als Gemüse brauchbare Form mit Rüben von 300—600 g gewonnen. Der Kanarienvogel ist nachweislich um 1550 nach Europa gebracht worden und hat sich seit jener Zeit in ungefähr 15 gut unterschiedene Rassen (Fig. 12) gespalten. Die Pflanzenzüchter, besonders die Gärtner, haben eine enorme Menge von neuen Sorten dadurch erzeugt, daß sie durch Kreuzung die Merkmale von zwei und mehr geographischen Rassen in der verschiedensten Weise kombinierten. Die Natur vermag, abgesehen von Ausnahmefällen, letzteres Mittel nicht zu verwerten, und da sie auch die Auslese nicht so scharf durchführen kann, wie der Mensch, so arbeitet sie viel langsamer.

Ad 6. Zuweilen sind auch Varietäten derselben Kulturspecies untereinander unfruchtbar, z. B. einige Rassen des *Mays* und von *Cucurbita*, oder sie sind so verschieden, daß eine Kreuzung schon aus mechanischen Gründen unmöglich ist (Wachtelhündchen und Bulldogge). Anderseits gelingt es gar nicht selten, natürliche Varietäten in der Gefangenschaft zu fruchtbarer Paarung zu bringen (vgl. Standfuß 1905, S. 13), und wenn in der Natur keine Bastarde von ihnen wahrgenommen werden, so liegt dies entweder an ihrer geographischen oder biologischen Isolation, oder daran, daß sie mendeln (s. Kap. IV, I, B). So zeigte DONCASTER, daß die helle var. *lacticolor* des Stachelbeerspanners (*Abraxas grossulariata*) sich recessiv gegenüber der Stammform verhält; der Bastard ist also als solcher nicht kenntlich, sondern sieht genau so aus wie die Stammform.

Digitized by Google

Immerhin ist es sehr auffällig, daß Kulturrassen derselben Art so verschieden sein können, daß man sie, wenn sie wild vorkämen, in

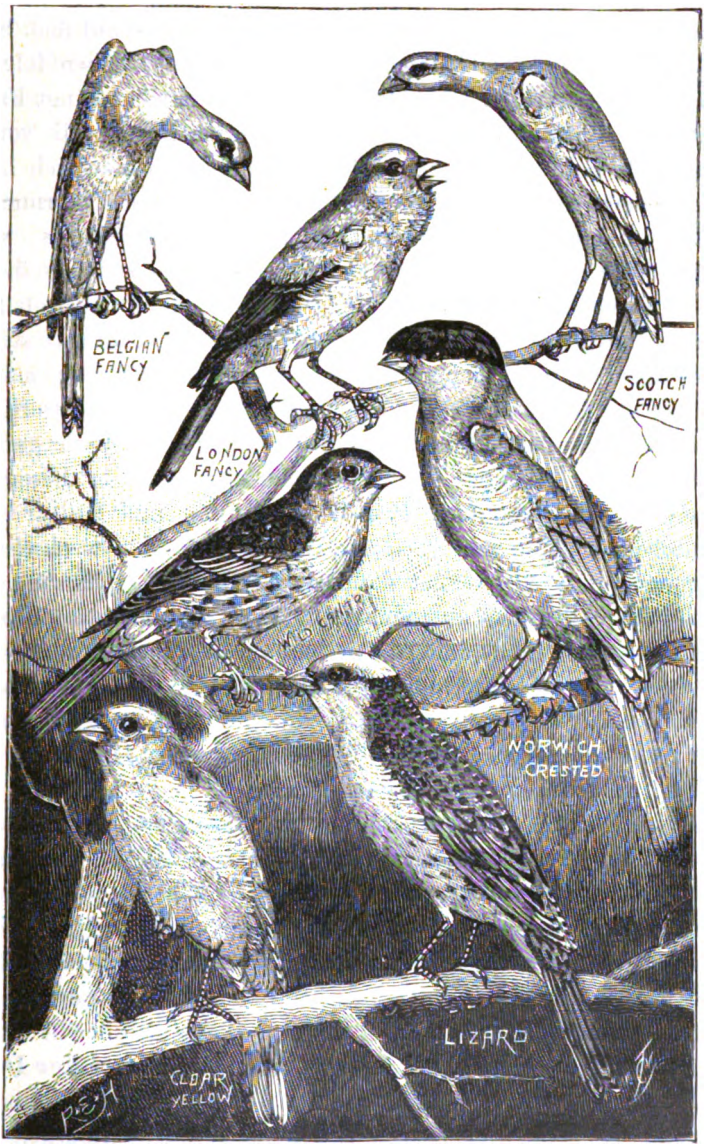


Fig. 12. Kulturrassen des Kanarienvogels nach Romanes. *a* Wildform; *b* rein gelb; *c* Lizard (wegen der schuppenartigen Federzeichnung); *d* Norwich-Rasse mit Kopfhaube.

verschiedene Gattungen oder gar Familien einreihen würde, und daß sie trotzdem völlig fruchtbar bleiben, während Bastarde nahe verwandter Wildarten — wenn solche überhaupt zu erzielen sind — meist

Digitized by Google

sofort steril sind oder es nach wenigen Generationen werden. Darwin hat sich viel mit dieser Frage beschäftigt, und wer Näheres über diesen Punkt zu erfahren wünscht, sei auf Variieren, Bd. II, Kap. 19, namentlich auf den Schluß dieses Abschnittes (S. 216 ff.) und auf ibid. S. 465 hingewiesen. Darwins Gedankengang ist im wesentlichen folgender und auch gegenwärtig noch völlig zutreffend. Erstens hängt Fruchtbarkeit bzw. Unfruchtbarkeit zweier verwandter Formen ab von der »sexuellen Konstitution«, ohne daß die näheren Gründe sich hierfür angeben ließen, ist aber kein scharfes systematisches Kriterium. Es spricht sich darin nur ein physiologischer Unterschied aus, wie in ähnlicher Weise etwa zwei nahe verwandte Formen auf dasselbe Gift gleich oder ungleich reagieren können. Unfruchtbarkeit wird oft genug zwischen Individuen derselben Varietät beobachtet und tritt sehr oft ein bei Inzucht, also bei zu naher Verwandtschaft. Bei manchen Tieren ist das Genitalsystem so empfindlich, daß die geringste Störung ihrer Lebensweise sie unfruchtbar macht, z. B. wenn sie gefangen gehalten werden (Elefant). Andre Organismen sind in dieser Hinsicht sehr widerstandsfähig. Zur Domestikation und Kultur eignen sich nur solche Tiere und Pflanzen, welche trotz der wechselndsten Bedingungen unter der Obhut des Menschen ihre Fortpflanzungskraft ungeschwächt erhalten, also eine sehr robuste sexuelle Konstitution besitzen. Alle andern werden von vornherein verworfen[1]). Daher bleiben die Haustiere und Kulturpflanzen auch untereinander fruchtbar, nachdem der Mensch sie durch künstliche Zuchtwahl in viele Varietäten gespalten hat. Von den wilden Arten kann dieses Verhalten aber nur selten erwartet werden.

Zweitens kann man mit Pallas annehmen, daß Arten, welche lange Zeit domestiziert worden sind, ihre ursprünglich vorhandene Kreuzungsunfähigkeit verlieren. Dieser Schluß ergibt sich aus dem polyphyletischen Ursprunge vieler Haustiere (Hund, Rind, Schaf, Schwein). Die von verschiedenen Wildformen sich ableitenden Rassen werden ursprünglich untereinander ebenso unfruchtbar gewesen sein, wie die Stammarten selbst. Da sie aber jetzt sich leicht kreuzen lassen, so muß diese Fähigkeit eine sekundäre Folge der Domestikation sein, welche ja auch sonst vielfach auf das Genitalsystem (Änderung der Trächtigkeitszeit, Erhöhung der Fruchtbarkeit usw.) eingewirkt hat. Die polyphyletischen Rassen paßten sich an dieselben oder an sehr ähnliche Verhältnisse der Domestikation an, und die

[1]) Eine Ausnahme macht der indische Elefant, der sich in der Gefangenschaft nur höchst selten vermehrt und von dem wilde Exemplare immer wieder mit Hilfe der gezähmten eingefangen werden.

Digitized by Google

ursprünglichen Differenzen ihrer sexuellen Konstitution wurden durch Convergenz allmählich ausgeglichen. Nahe verwandte Wildarten sind hingegen an verschiedene Lebensbedingungen (Nahrung, Wohnort usw.) angepaßt, selbst wenn sie derselben geographischen Region angehören, und bei ihnen wird die Kreuzungssterilität daher nicht verschwinden. Die Frage, wie diese zuerst entstanden ist, wird später (Kap. IV, Abschnitt III, b) erörtert werden.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß keine scharfen Grenzen zwischen der Wirkungsweise der künstlichen und der natürlichen Selection existieren, und daß Darwin sehr im Rechte war, wenn er diese nach jener beurteilte. Der außerordentliche Wert der künstlichen Züchtung besteht darin, daß sie erstens zeigt, daß durch successive Auslese eine allmähliche Steigerung der Charaktere nach bestimmten Richtungen hin überhaupt möglich ist, und daß sie zweitens uns ein reiches Erfahrungsmaterial über Variabilität, Vererbung und den Einfluß wechselnder äußerer Faktoren (Klima, Nahrung, Parasiten, Krankheiten) auf den Organismus geliefert hat. Indem Darwin zeigte, welche hohe Plasticität die Haustiere besitzen, schuf er die für jede Descendenzlehre unumgänglich notwendige Grundlage, denn die Wandlungen, welche ein Haustier in der Hand des Menschen durchmacht, müssen in ähnlicher Weise auch von der Schöpferkraft der Natur an den Wildformen hervorgerufen werden können, da die Haustiere ja von diesen abstammen. Auch der Mensch bedient sich immer nur natürlicher Faktoren, und wer die monströsen Lebewesen der Tiefsee vergleicht mit unsern bizarren Kulturrassen, der muß einsehen, daß die wechselnden Lebensbedingungen der freien Natur die Tierwelt nicht minder umzugestalten vermögen als die Intelligenz des Menschen. Bailey (1895, S. 320) sagt mit Recht, wer eine künstlich erzeugte Species nicht als solche anerkennen will, bloß weil sie keine Wildform ist, der sei in descendenztheoretischen Fragen überhaupt nicht zu überzeugen.

Um den Gegenstand noch weiter zu vertiefen und um die Wirkungsweise beider Selectionsformen besser zu veranschaulichen, seien hier noch die folgenden fünf Fragen erörtert:

I. Welcher Methoden bedient sich die künstliche Auslese und wie verhält sich hierzu die Wirkungsweise der Natur?

II. Wie kommt eine Steigerung der Charaktere durch Auslese zustande?

III. Wie lange oder wie weit läßt sich eine solche Steigerung in gegebener Richtung fortsetzen?

Digitized by Google

IV. Welcher Grad von erblicher Konstanz läßt sich durch künstliche Selection erzielen?

V. Ist die künstliche Zuchtwahl wirkungsvoller oder die natürliche?

Ad I. Die künstliche Selection erblicher Variationen[1]) bedient sich dreier verschiedener Methoden, die als Massen-, Individual- und Familienauslese unterschieden werden. Bei der ersteren (Schema A, siehe folgende Seite) wählt der Züchter aus einem großen Material von Individuen einer Art, welches in vielen Fällen ein Gemisch von mehreren Sorten oder Rassen darstellt, zahlreiche Exemplare aus, welche seinen Wünschen am meisten entsprechen, läßt sie frei untereinander kreuzen und erhält auf diese Weise wiederum eine sehr zahlreiche erste Generation (F_1). Aus dieser werden nach denselben Gesichtspunkten abermals viele Exemplare zur Nachzucht ausgewählt, welche F_2 geben. Auf diese Weise werden durch Generationen hindurch immer die besten Individuen zur Fortpflanzung gebracht, und die Erfahrung beweist, daß wenigstens in vielen Fällen hierdurch eine bedeutende Steigerung der Eigenschaften erzielt werden kann.

Bei der Individual-Auslese (Schema B) nimmt man zunächst eine Prüfung der verschiedenen Sorten oder Rassen vor (Prinzip der Sorten- oder Rassen-Prüfung und -Isolierung) und wählt die beste unter ihnen aus[2]). Darauf sind zwei weitere Wege möglich. Im ersten Falle, welcher als Stammbaum- oder Pedigree-Auslese (Schema B 1) bezeichnet wird, geht man von einem, wenn möglich, selbstbefruchteten Individuum aus und wählt von seinen Nachkommen das beste Exemplar, bzw. bei Getreide von diesem das beste Korn der besten Ähre aus. Die hieraus erhaltene Pflanze wird wieder durch Selbstbefruchtung vermehrt usw. Da Selbstbefruchtung bei

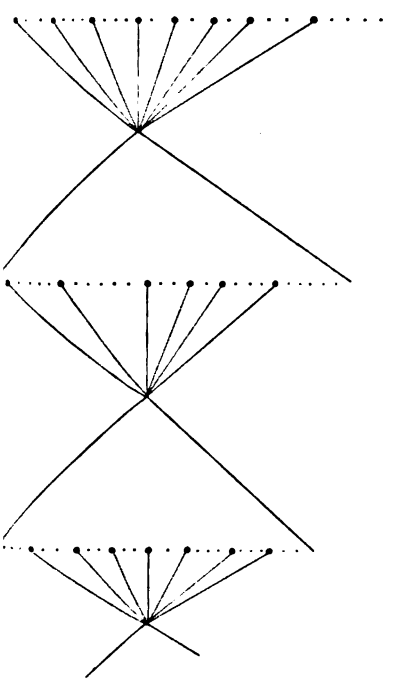
---

[1]) Ich spreche an dieser Stelle nicht von der Selection nichterblicher Abänderungen (Somationen); es ist aber daran zu erinnern, daß diese für den Pflanzenbau eine große Bedeutung hat, weil sehr viele Pflanzen auf vegetativem Wege durch Ausläufer, Stecklinge, Wurzelknollen und durch Pfropfen vermehrt werden können, wobei die extremen Abänderungen auf die Tochterindividuen übergehen, da diese ja eigentlich nur abgetrennte Teile der Mutter sind. Unsre großen Äpfel, Birnen, Radieschen, Kartoffel usw. verdanken dieser Methode ihre Entstehung. Werden extreme Somationen geschlechtlich vermehrt, so schlagen sie sehr bald wieder zum Durchschnitt ihrer Rasse zurück und bedürfen daher andauernder Selection. Eine weitere Quelle der Verbesserungen hat der Züchter in den Kreuzungen mit verwandten Rassen.

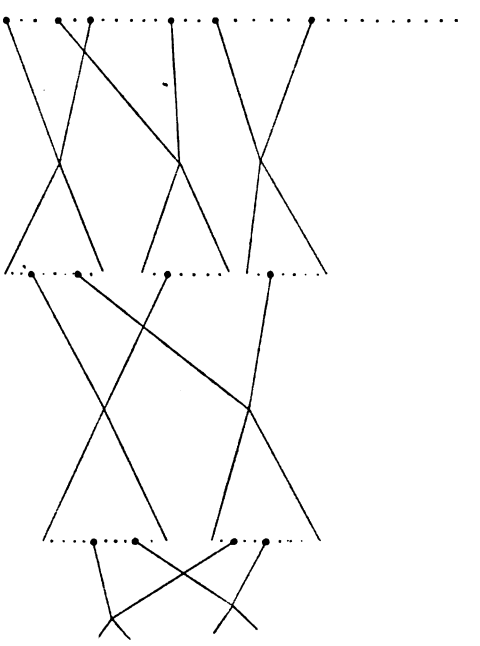
[2]) Nach DE VRIES (1906, S. 65) sind LE COUTEUR und SHIRREFF, zwei Getreidezüchter der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, als die praktischen Begründer dieser Methode anzusehen. Vgl. auch RÜMKER (1889, S. 67), welcher von LE COUTEUR sagt, daß er als der erste »Nachzucht aus einem Korn« betrieben hat.

Digitized by Google

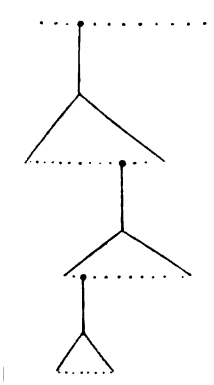
A) Massen-Auslese.



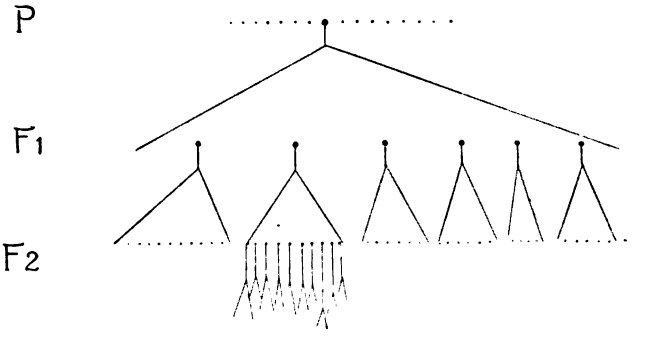
C) Familien-Auslese.



B) Individual-Auslese.



1. Stammbaum (Pedigree)-Auslese.



2. Auslese nach Eigenschaft und Erbzahl.

Schemata der Methoden der künstlichen Auslese (zum Teil nach FRUWIRTH).

Digitized by Google

Tieren nur äußerst selten vorkommt, so hat der Tierzüchter für diese Methode keine Verwendung. Wenn der Pflanzenzüchter sich ihrer bedient, so hängt natürlich die Bestimmung des »besten« Individuums von seinen persönlichen Wünschen ab; er kann entweder diejenige Pflanze, welche die Merkmale der betr. Sorte am besten und reinsten zeigt, auswählen und weiterzüchten, um so die Sorte zu verbessern, oder er kann eine zufällig beobachtete Abweichung (spontane Variation) herausgreifen, um zu sehen, ob sie eine Verbesserung darstellt.

Der zweite Fall, die Individualauslese nach Eigenschaft und Erbzahl (B2), ist auch nur dem Pflanzenzüchter gestattet: die selbstbefruchtete Mutterpflanze liefert durch Aussaat aller Samen zahlreiche F_1-Exemplare, von denen jedes durch Selbstbefruchtung und Aussaat aller Samen eine Gruppe von F_2-Pflanzen ergibt. Diese Gruppen werden untereinander verglichen (»Prinzip der individuellen Nachkommenbeurteilung«, Johannsen, 1903, S. 5) und diejenige ausgewählt zur Nachzucht, welche nicht nur eine gute Qualität, sondern auch eine hohe »Erbzahl« dieser Eigenschaft zeigt, d. h. bei welcher der Prozentsatz der Individuen ohne diese Qualität möglichst gering ist. Die dritte Form der Auslese (Schema C) ist die in der Tierzucht übliche: zwei oder einige wenige gleiche oder sehr ähnliche Tiere bilden die Stammeltern, und von ihren Kindern werden wieder die besten zur Nachzucht verwandt usw. Fruwirth (1905, S. 230) hat für diese Methode die passende Bezeichnung Familienzüchtung vorgeschlagen und gibt (S. 235) eine schematische Übersicht der künstlichen Ausleseverfahren, die ich im obigen Schema (mit geringfügigen Veränderungen) wiedergebe.

Fragen wir nun, wie die Natur im Vergleich mit diesen vier Selectionsformen zu Werke geht, so liegt es auf der Hand, daß eine Individualauslese nur in den seltensten Fällen eintreten wird, nämlich wenn durch einen günstigen Zufall ein befruchtetes weibliches Tier oder der Same einer selbstbefruchtungsfähigen Pflanze auf ein neues Wohngebiet verschlagen wird, oder bei einer großen Katastrophe (Überschwemmung, Präriebrand) nur ein Individuum am Leben bleibt. Tritt dieser Fall jedoch ein, so ist nicht anzunehmen, daß die natürliche Zuchtwahl so scharf ausliest wie die künstliche und die Schemata B1 oder B2 streng innegehalten werden. Es werden nicht bloß die Nachkommen eines Individuums zur Fortpflanzung gelangen, sondern mehrere Geschwister werden sich untereinander kreuzen, so daß dann Familienzüchtung (C) vorliegt, welche bei zunehmender Individuenzahl schließlich in Massenauslese übergehen wird. Diese letztere ist zweifellos fast die allein herrschende in der freien Natur, und bei

Digitized by Google

einem Vergleich der natürlichen Zuchtwahl mit der künstlichen ist daher stets im Auge zu behalten, daß diese mit viel vollkommeneren Mitteln arbeitet als jene. Nur bei einer seltenen Art, die in einer Gegend immer nur mit wenigen Individuen vertreten ist, wird eine Familienzüchtung durch Generationen fortdauern können.

Ad. II. Die Frage, wie die Steigerung der Charaktere durch Auslese zustande kommt, ist durch neuere Forschungen (DE VRIES, JOHANNSEN) wesentlich geklärt worden. Bei Besprechung des vorigen Einwandes haben wir zur Genüge betont, was ja eigentlich selbstverständlich und auch nie von irgend einem der maßgebenden Darwinisten anders dargestellt worden ist, daß die Selection an sich keine Variationen erzeugt, sondern daß sie nur ein Sieb ist, welches die Spreu von dem Weizen sondert. Ein Sieb kann nichts Neues erzeugen, wohl aber Verborgenes aus einer Masse ans Licht ziehen. Ist das Material an Individuen völlig gleichartig, so vermag kein Selectionsverfahren eine Verbesserung der Rasse zu bewirken. Es hat sich aber gezeigt, daß wenigstens bei unsern Kulturpflanzen jede scheinbar einförmige Art aus einer Menge, oft aus Hunderten, von verschiedenen erblichen Variationen (Sorten, Rassen) sich zusammensetzt, also ein Gemisch von Typen darstellt, und daß durch die Auslese diese isoliert werden. Jede Selection ist also eine Isolation einer oder mehrerer bestimmter Variationen, und wenn eine Verbesserung oder Veredelung der Rasse dadurch bewirkt wird, so ist die verbesserte Form nicht neu geschaffen, sondern nur von einer Menge minderwertiger Typen abgesondert worden. In diesem Sinne kann man die künstliche Zuchtwahl eine »Reinigung«[1]) nennen. Man pflegt nun neuerdings nach dem Vorgange von DE VRIES die verschiedenen Typen, welche das Gemisch einer Art im gewöhnlichen Sinne bilden, als »Unterarten«, »elementare Arten« oder, wenn sie neu aufgetreten sind, als »Mutationen« zu bezeichnen, weil sie sich meist als erblich konstant erweisen. Es muß aber betont werden, daß damit nur ein Wortwechsel vorgenommen ist, und daß die Unterarten weiter nichts sind als erblich-konstante Variationen im DARWINschen Sinne. Da nun

[1]) JOHANNSEN drückt dies in seiner ausgezeichneten Schrift (1903, S. 58) mit den Worten aus: »Das gewöhnliche wohlbekannte Selectionsresultat: successiver Fortschritt in der Selectionsrichtung im Laufe einiger Generationen beruht demnach auf der mit jeder Generation fortschreitenden Reinigung der betreffenden abweichenden Linien. Und es wird nun leicht verstanden, daß die Wirkung der Selection nicht über gewisse Grenzen hinausgeführt werden kann — sie muß nämlich aufhören, wenn die Reinigung, die Isolation der betreffenden am stärksten abweichenden Linien, praktisch gesprochen, vollführt ist.« — JOHANNSEN nennt die elementaren Arten auch wohl »Biotypen«.

Digitized by Google

der Prozeß der Typen-Isolation oder »Reinigung der Rasse« allmählich vor sich geht, so macht er leicht den Eindruck einer Steigerung desjenigen Merkmals, nach dem die Auslese in erster Linie vorgenommen wird. Es sei z. B. dieses Merkmal (Länge des Haares, Färbung u. dgl.) in dem ursprünglichen Gemisch in sieben Ausbildungsgraden (a^1—a^7) vorhanden, dann gelingt es durch successive Auslese der längsten Haare, bzw. der höchsten Stufen, den Durchschnitt der Rasse immer mehr zu heben, bis schließlich nur reine a^7-Individuen vorhanden sind. Damit ist dann die Selection beendet, es sei denn, daß es gelingt, durch verschärfte Aufmerksamkeit noch einige Exemplare eines höheren Typus zu entdecken, oder daß die Natur selbst solche höhere Typen neu erzeugt. Jede künstliche Auslese hat also bei einem gegebenen Material an Variationen eine Grenze, und die Erfahrung der Tier- und Pflanzenzüchter lehrt, daß diese Grenze manchmal schon nach wenigen Generationen erreicht wird, wenn der Züchter nur auf ein Merkmal oder auf einige wenige achtet. Wie rasch dieses Endziel erreicht wird, wird von mancherlei Umständen abhängen, namentlich von der Zahl der in der Art gemischten Variationen, dem Prozentsatz von Individuen derselben und der Selectionsmethode. Die extremen Variationsstufen sind immer die seltensten, und je mehr Exemplare geprüft werden, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, noch eine höhere Stufe zu erreichen. Dazu kommt, daß die Extreme nicht immer sofort erkannt werden, da sie durch Kreuzung mit einer niederen Variation herabgedrückt sein können. Man muß dann abwarten, bis durch »Spaltung« nach der Mendelschen Vererbungsregel der Höchstcharakter unter den Nachkommen wieder rein zum Vorschein gekommen ist. Der Pflanzenzüchter erzielt die schnellsten Resultate bei der Individualauslese nach Qualität und Erbzahl (Schema B2), weil die Nachkommen jeder Pflanze für sich aufgezogen werden und infolge der Selbstbefruchtung sehr bald Konstanz eintritt. Nach dieser Methode hat die berühmte Saatgut-Anstalt in Svalöf (Südschweden) gearbeitet und glänzende Resultate in der Verbesserung der Cerealien und andrer Nutzpflanzen erzielt (vgl. de Vries, 1906). Bei dieser Aufzucht in Separatkulturen ergab sich ein ungeahnter Formenreichtum, so daß de Vries bezüglich des Getreides schreibt (ibid. S. 338): »Die isolierten Rassen entsprechen den verschiedensten Bedingungen, einige waren winterhart, andre zeichneten sich durch festere Halme, längere Ähren, größere Körner usw. aus, während wieder andre eine auffallende Unempfindlichkeit gegenüber Rost und andern Krankheiten aufwiesen. Fast für jedes Bedürfnis konnte man die

Digitized by Google

entsprechende Sorte auswählen.« Langwieriger ist der Prozeß der Familienzüchtung (Schema C), wie sie der Tierzüchter — und häufig auch der Gärtner — anwendet, denn mit jeder Fremdbefruchtung kann ein neuer Typus eingeführt werden, wodurch Mischformen entstehen und die Isolierung der reinen Typen erschwert wird; kreuzt er anderseits zu nahestehende Individuen, z. B. Geschwister, durch mehrere Generationen hindurch, so machen sich die schlimmen Folgen der Inzucht geltend. Ganz besonders aber leidet der Tierzüchter darunter, daß er nicht eine so große Zahl von Individuen vergleichen kann wie der Botaniker. Für die natürliche Zuchtwahl kommt, wie wir eben gesehen haben, als Regel nur die Massenauslese in Betracht. In der freien Natur kreuzen sich die verschiedenen Typen einer Art beständig durcheinander, wodurch die Variabilität fortwährend neue Nahrung erhält, entweder indem die Charaktere der Typen sich bald zu dieser, bald zu jener Kombination vereinigen oder indem sie sich gegenseitig so beeinflussen, daß ganz neue Merkmale entstehen. So wird jener erstaunliche Reichtum an Variationen und jene Vielseitigkeit derselben hervorgerufen, welche nötig ist, damit — im allgemeinen wenigstens — die natürliche Zuchtwahl in jedem Moment eine passende Abänderung vorfindet. Anderseits erschwert die freie Kreuzung eine Isolation der Typen ganz außerordentlich, und da die Unterschiede der Typen sehr häufig nicht so ausgesprochen sind, daß sie über Leben und Tod entscheiden, so unterbleibt sie in solchen Fällen. Aus allem folgt, daß die natürliche Auslese viel langsamer, aber auch viel vielseitiger wirken muß wie die künstliche.

Ad III. Aus dem Gesagten ergibt sich die Antwort auf die weitere Frage, wie lange sich der selectorische Isolationsprozeß in einer gegebenen Richtung fortsetzen läßt. Offenbar nur so lange, bis der höchste Typus der Variationsreihe erreicht ist. Fraglich aber bleibt, wann dieser Moment eintritt und ob er überhaupt immer eintreten muß. De Vries hat wohl recht, wenn er meint, daß in der Praxis das Maximum der Verschiebung in der Regel nach wenigen Generationen erlangt ist, und daß weitere Selection nur dazu dienen kann, die erreichte Höhe festzuhalten. Demgegenüber behaupten die strengen Darwinianer (Weismann und die biometrische Schule: Galton, Weldon, Pearson), daß in der freien Kultur fortgesetzte Selection andauernd den Durchschnitt zu heben vermag, weil durch die Kreuzung der von der Zuchtwahl isolierten höheren Typen einer Art immer neue noch höhere Stufen entstehen können, solange die physiologische Möglichkeit hierfür besteht. Diese Ansicht läßt sich gegenwärtig nicht streng beweisen,

Digitized by Google

aber ebensowenig widerlegen. Der Gegensatz der Auffassungen läuft also darauf hinaus, ob die Isolation und Kreuzung höherer Typen das Auftreten der nächsthöheren Stufen begünstigt oder nicht. Nach DE VRIES ist dies nicht der Fall, während die strengen Darwinianer mit ja antworten. DE VRIES behauptet, wenn der erbliche Charakter (z. B. die Größe) eines Organs auf der durchschnittlichen Stufe a^7 gegenwärtig steht, so kommen auch die Stufen a^8, $a^9 \ldots a^{15}$ sehr wahrscheinlich vor, aber derart, daß sie um so seltener auftreten, je höher sie sind. Die Chance, den Erbtypus a^{15} anzutreffen, hat man nur bei einer sehr großen Individuenzahl, vielleicht bei 20000 Exemplaren nur einmal. Aus diesem Grunde führt in der Praxis die Isolation der Typen durch Selection sehr bald zu einer Grenze, die nicht mehr überschritten wird. Die Darwinianer behaupten, wenn a^{10}-Tiere gekreuzt werden, so erhöht sich die Wahrscheinlichkeit des Auftretens der nächsthöheren Typen bedeutend, und der Züchter schafft durch die richtige Auswahl die Bedingungen, auf Grund deren die nächsten Stufen entstehen können. Beide Anschauungen scheinen mir wohl vereinbar zu sein: zuerst isoliert die künstliche Zuchtwahl die verschiedenen Typen und wählt den besten aus, und darauf wird versucht, diesen zu steigern durch andauernde Kreuzung der edelsten Individuen. Es läßt sich physiologisch sehr wohl verstehen, daß die Stufe a^{15} leichter als völlig neue Variation auftreten wird, wenn der Durchschnitt die Stufe a^{13} erreicht hat, als wenn die Art noch auf a^7 steht. Bedenkt man, daß der natürlichen Zuchtwahl unendliche Zeiträume zur Verfügung stehen, während welcher die jeweilige Höhe der Variation festgehalten wird, so muß die nächste Stufe — über kurz oder lang, in kleinem oder in größerem Schritt — schließlich einmal auftreten und wird dann sofort wieder festgehalten werden, falls sie eine Verbesserung bedeutet, oder falls sie erblich dominant ist und infolgedessen von selbst sich auf alle Individuen allmählich überträgt. Es ist also nicht richtig, jene beiden Anschauungen, wie es so oft geschieht, als unvereinbar hinzustellen und die nicht selten ungünstigen Erfahrungen der künstlichen Auslese zu verallgemeinern. Man vergleiche hierzu DARWIN, Var. II, S. 471, welcher betont, daß schon oft von einer Hühner- oder Taubenrasse gesagt worden sei, sie sei an der Grenze der Umbildungsfähigkeit angekommen, und trotzdem waren nach einigen Jahren weitere Fortschritte zu verzeichnen. Ich erinnere hier, um ein tatsächliches Beispiel zu geben, an die Entstehung der gefüllten Rasse der Saat-Wucherblume (Chrysanthemum segetum) durch DE VRIES (1903, S. 523 ff. und 1906, S. 303 ff.). Diese Komposite (Fig. 13)

Digitized by Google

besitzt im wilden Zustande an jeder Blume 13 randständige Zungenblüten, die bei einer Handelsvarietät grandiflorum sich auf 21 im Mittel vermehrt haben. Von letzterer ausgehend, erzielte DE VRIES durch scharfe Selection eine rapide Steigerung der Zahl der Zungenblüten, wie die folgenden Maximalwerte dartun:

1896	1897	1898	1899	1900	1901
21	34	48	66	101	200

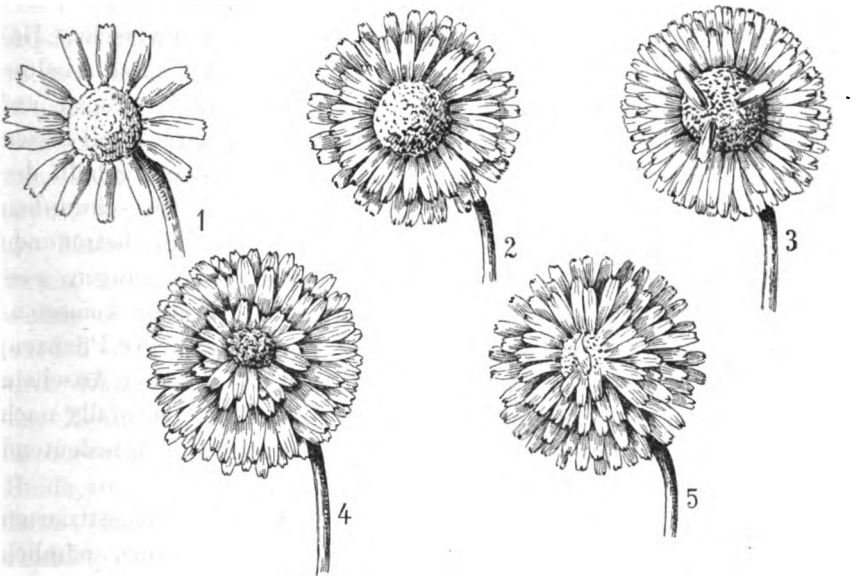


Fig. 13. Chrysanthemum segetum, nach DE VRIES, 1906, S. 306: 1. gewöhnliche Form, 2. grandiflorum mit vermehrter Zahl der Strahlenblüten, 3. grandiflorum, erster Anfang der Füllung, 4. grandiflorum plenum, fast völlig gefüllt, 5. desgl. ganz gefüllt.

1899 trat bei einer Pflanze mit 66 Strahlen zuerst eine Andeutung einer »Füllung« auf, indem bei einzelnen Köpfchen je drei Zungenblüten auf die centrale Scheibe übertraten, und in den folgenden Jahren entstand hieraus die gefüllte Rasse mit zahlreichen centralen Zungenblüten, welche sich als erblich konstant erwies, freilich mit einer großen Variabilität, indem die Zungenblüten zuweilen bis auf 34 heruntergingen. Die Frage ist nun, war die gefüllte Rasse von vornherein latent vorhanden und ist sie durch die Selection bloß hervorgeholt worden, wie DE VRIES meint, oder hat die Auslese 1896, 1897, 1898 die inneren Bedingungen in dem Keimplasma geschaffen, welche 1899 die erste Spur der Füllung und später deren Steigerung hervorrief. Eine Entscheidung ist zurzeit wohl nicht möglich, aber man wird in Zukunft mit beiden Auffassungen zu rechnen haben.

Digitized by Google

Ad IV. Auf die Frage: welcher Grad von erblicher Konstanz läßt sich durch künstliche Selection erzielen? kann ich an dieser Stelle nicht ausführlich eingehen, weil die Kenntnis der Vererbungserscheinungen zur Beurteilung derselben nötig ist. Hier kann nur das allgemeine Resultat angedeutet werden. Es ist streng zu unterscheiden zwischen der Auslese der nicht erblichen, von der jeweiligen Lebenslage abhängigen »Somationen« (»Ernährungs- und Standorts-Modifikationen«) und einer solchen der erblichen Variationen. Die nicht erblichen Veränderungen, welche DE VRIES fälschlich, d. h. im Widerspruch mit der früheren DARWINschen Bezeichnung, »Fluktuationen« nennt, schlagen, wenn sie durch Auslese gesteigert worden sind, nach einer oder wenigen Generationen auf das dem herrschenden Milieu entsprechende Mittel zurück und lassen sich daher nur durch andauernde Selection (z. B. Zuckergehalt der Zuckerrübe) auf ihrer künstlichen Höhe erhalten[1]). Sie schwanken nur nach der Plus- oder Minusseite, je nachdem die betreffende Eigenschaft zufällig günstigen oder ungünstigen Bedingungen ausgesetzt worden ist. Vorteilhafte Ernährung der Mutter kommt in der Regel auch den Keimzellen (Eier der Tiere, Samen der Pflanzen) zugute und ruft eine »Nachwirkung« hervor, welche den Anschein einer Vererbung hervorrufen kann, indem die Kinder ebenfalls nach der Plusseite ausschlagen, aber, wie GALTON gezeigt hat, in bedeutend geringerem Maße als die Eltern (Regressionsgesetz).

Die Selection der erblichen Variationen der domestizierten Organismen führt in vielen Fällen zu völliger Konstanz, nämlich dann, wenn es ihr gelingt, die vorhandenen Typen voneinander zu isolieren, denn jeder reine, nicht mit andern vermischte Typus züchtet konstant, wie solche Pflanzen (Weizen, Gerste) beweisen, welche überwiegend Selbstbefruchtung ausüben und bei denen Pedigreezucht daher sehr bald zu einer gleichmäßigen Rasse führt. Ja die künstliche Auslese erzeugt sogar häufig Rassen, welche viel konstanter sind als die natürlichen Arten, weil in der Natur sich die verschiedenen Erbvarianten immer wieder kreuzen. Viele Tauben-, Hühner-, Schaf- und Rinderrassen sind, wenn sie unter gleichen Verhältnissen gehalten und rein unter sich fortgepflanzt werden, ganz erstaunlich konstant und wiederholen von Generation zu Generation die kleinsten »Rassezeichen« in der Färbung und im sonstigen Detail, während umgekehrt viele natürliche Arten stets

[1]) Trotz dieser permanenten Arbeit ist diese Methode der Selection von Somationen für die Landwirtschaft von größter Bedeutung. Die Zuckerrüben werden z. B. nur hierdurch auf der Höhe des Zuckerertrages gehalten.

Digitized by Google

einen hohen Grad von Variabilität zeigen. J. Kühn, welcher im Haustiergarten der Hallenser Universität wohl mehr Rassen beobachtet hat als irgend ein andrer Mensch, berichtet (1888, S. 133), daß er etwa 40 Schafrassen aus allen Teilen der Welt untersucht und als konstant vererbend gefunden hat. Selbst der Fettwulst des Fettsteißschafes blieb trotz andrer Nahrung durch vier Generationen unverändert. Dasselbe gilt für sehr viele Kulturpflanzen. De Vries (1901, S. 463) schreibt: »die Varietäten des Gartenbaues sind in der Regel konstant«[1], und von der Svalöfer Methode der Individual-Auslese rühmt er wiederholt, daß sie in wenigen Generationen zu völliger Konstanz führe. Es verrät daher wenig Sachkenntnis, wenn Wasmann (1904, S. 209/10) — und mit ihm viele andre Gegner des Darwinismus (Delage, 1903, S. 322) — schreibt: »Keine einzige künstliche Rasse, mag sie noch so scharf ausgeprägt sein und noch soweit von der Stammart sich entfernt haben, vermag ohne die Hilfe des Menschen sich in ihrer Eigenart zu erhalten: sich selbst überlassen, kehrt sie stets wieder nach und nach zu den Charakteren der wilden Stammart zurück.« Wenn diese Ansicht richtig wäre, so würden über die phyletischen Wurzeln unsrer Haustiere nicht so viele Kontroversen entstanden sein. Man brauchte die Tiere nur eine Zeitlang ohne Selection und Pflege zu lassen, um die Stammform wieder zu bekommen. Die Heidschnucken der Lüneburger Heide sind sich im hohen Maße selbst überlassen, denken aber nicht daran, in ihre Stammform, den Mouflon (*Ovis musimon*), zurückzuschlagen, und dasselbe gilt für die fast wie Wildformen lebenden Shetland- und Hebridenschafe. Auf der Robinson-Insel Juan Fernandez habe ich verwilderte Ziegen gejagt, die seit Jahrzehnten, vielleicht sogar seit 1—2 Jahrhunderten, sich selbst überlassen waren; trotzdem waren sie nicht zur *Capra aegagrus* (Bezoarziege) geworden, sondern vielfarbig und gescheckt geblieben. Die Hauskatze leitet sich nach aller Wahrscheinlichkeit von der ägyptischen Falbkatze, *Felis maniculata*, ab, jedenfalls aber nicht von unsrer Wild-

[1] In seinem neuesten interessanten Werke (Arten und Varietäten, 1906) schreibt De Vries (S. 98): »Viele Sorten der Gemüse und der Früchte geben Beispiele der Beständigkeit. Die weißen Erdbeeren, die grünen Trauben, die weißen Johannisbeeren, der krause Lattich, die krause Petersilie und andre krause Formen mögen erwähnt sein. Der Spinat ohne Stacheln auf der Frucht ist ein weit bekanntes Beispiel. Der weißblütige Flachs schlägt nie zu seiner blauen Urform zurück, wenn er rein gehalten wird. Die Zuckererbsen und der Zuckermais liefern weitere Beispiele. Die ausläuferlosen Gaillon-Erdbeeren sind, seit ihrem ersten Auftreten vor mehr als hundert Jahren, stets echt aus Samen wiedergekommen«.

Digitized by Google

katze, *Felis catus*. Trotzdem nehmen verwilderte Katzen nie die Charaktere der Falbkatze an, sondern sie werden der gemeinen Wildkatze so außerordentlich ähnlich, daß sie oft schwer von ihr zu unterscheiden sind. Darwin (Var. I, S. 94) führt Beispiele an, daß verwilderte Rinder unter den verschiedensten Klimaten (Ladronen, Falklandsinseln, englische Parkrinder) die Tendenz haben, weiß zu werden und Pigment nur an den Ohren zu behalten, eine Färbung, die dem *Bos primigenius* sicherlich nicht zukam, wie sich aus den zuweilen noch an den Schädeln vorhandenen Haaren erkennen läßt. Weiter hebt Darwin (Var. I, S. 126) hervor, daß die auf Porto Santo, Jamaika und den Falklandsinseln verwilderten Kaninchen »nicht zu ihrem ursprünglichen Charakter zurückkehren oder diesen behalten, wie so allgemein von den meisten Schriftstellern behauptet wird.« Wenn Haustiere und Kulturpflanzen verwildern, so kommen sie unter neue Lebensbedingungen, und sie verändern sich dann, wobei es nicht ausgeschlossen ist, daß ein primitives Merkmal wieder zum Vorschein kommt, z. B. wenn Kaninchen oder Schweine, welche in Europa verwildern, zur Färbung des *Lepus cuniculus* oder des Wildschweins zurückkehren. Der so oft von den Gegnern des Darwinismus vertretene Satz: »Künstliche Auslese führt nicht zu Konstanz, denn verwilderte Kulturformen schlagen auf die Stammform zurück«, ist demnach in seiner Allgemeinheit total verkehrt. Dabei ist noch folgendes zu bedenken. Rückschläge auf die Stammform kommen vor und sind sogar bei Tauben und Hühnern gar nicht selten, aber sie werden hervorgerufen nicht durch Verwilderung, sondern durch Rassenkreuzung. In den Kulturformen schlummern viele Anlagen der Stammform latent fort und können durch Kreuzung verschiedener Rassen aktiviert werden. Läßt man daher Individuen verschiedener Rassen an demselben Orte verwildern, so sind atavistische Rückschläge zu erwarten, aber sie dürfen nicht dem Freileben zugeschrieben werden. Solche Atavismen treten in derselben Weise auch bei Kreuzungen wilder Varietäten auf.

Ad V. Die Frage: »ist die künstliche Auslese wirkungsvoller oder die natürliche?« läßt sich nicht scharf beantworten, weil beide unter verschiedenen Bedingungen arbeiten und sich daher nicht streng vergleichen lassen. Der Mensch kann eine schärfere Auswahl treffen, indem sein geübtes Auge selbst solche Merkmale beachtet, welche im Kampfe ums Dasein indifferent oder sogar mit Nachteilen verbunden sind, und er kann leichter eine strenge Isolation der ausgewählten Geschöpfe durchführen. Daher führt künst-

Digitized by Google

liche Zuchtwahl rascher zu auffallenden und erheblich abweichenden neuen Formen als die natürliche, und sie leistet für eine bestimmte Art und innerhalb einer Zeiteinheit mehr als die freie Natur. Anderseits stehen dieser unbegrenzte Zeiträume, zahllose Arten und von jeder unendlich viele Individuen zur Verfügung, und sie arbeitet mit einer unübersehbaren Mannigfaltigkeit von äußeren Lebensbedingungen und folglich mit einer viel größeren Auswahl von Variationen. Wer möchte daher bezweifeln, daß die Wirkungen der natürlichen Auslese zwar langsamer zustande kommen, aber der menschlichen doch im Laufe der Jahrtausende unendlich überlegen sein müssen?

Zusammenfassung. Der dritte Einwand, daß die natürliche und die künstliche Auslese so verschiedene Vorgänge seien, daß sie nicht miteinander verglichen werden können, ist unhaltbar. Beide sind vielmehr in allen wesentlichen Punkten identisch und differieren nur in den äußeren Bedingungen (Zeit, Zahl der Individuen und Variationen, Strenge der Isolierung, Schärfe der Auslese). Hieraus erklären sich die Unterschiede ihrer Wirkungsweise, daß nämlich die künstliche Selection rascher arbeitet, aber auch schneller zum Stillstand kommt als die natürliche. Die meist andauernde Fruchtbarkeit der Kulturrassen einer Art ist als eine sekundäre Folge der Domestikation anzusehen. Beide Selectionsformen führen nur zu vorübergehender Steigerung der Charaktere, wenn extreme Somationen ausgewählt werden, und diese schlagen dann nach dem Aufhören der Selection wieder zurück (Regressionsgesetz). Beide führen jedoch zu völliger Konstanz, wenn es gelingt, die verschiedenen in einer Art gemischten erblichen Variationen voneinander zu trennen. Die »Steigerung« der Charaktere durch Auslese ist nur scheinbar und beruht in Wahrheit darauf, daß die höheren Erbtypen von den niederen allmählich gesondert werden. Jede Selection ist eine Isolation und erreicht ihr Ende, wenn der höchste Typus isoliert ist. Andauernde Steigerung eines Organs durch natürliche Selection setzt daher voraus, daß immer neue höhere Variationen spontan auftreten, was wahrscheinlich durch die Kreuzung der jeweilig höchsten Typen begünstigt wird. Da nun die Selection eine Kreuzung der höchsten Typen zur Folge hat, so kann man sehr wohl in diesem Sinne sagen, daß die kontinuierliche Auslese eine

Digitized by Google

Steigerung der Merkmale bewirkt. Verwilderte Kulturformen schlagen — abgesehen von Somationen — nicht zurück auf die Stammform, wenn sie aus einer reinen Rasse bestehen; wohl aber können Rückschläge bei Kreuzungen verschiedener Rassen auftreten, aber sie haben mit dem Freileben an sich nichts zu tun.

Vierter Einwand

von Nägeli (1865, S. 28; 1884, S. 326 ff.), Askenasy (1872, S. 38), Korschinsky (1899, S. 277), v. Hartmann, Hamann u. a.

Die für die Erhaltung der Art bedeutungslosen sogenannten »morphologischen« oder »Organisationsmerkmale« sind viel konstanter als die »adaptiven«. Nach der Selectionstheorie sollte man erwarten, daß die Eigenschaften der Organismen um so konstanter sind, je nützlicher sie sind; folglich kann diese Theorie nicht richtig sein.

Nägeli versteht unter »morphologischen« oder »Organisations-« Merkmalen nicht, wie man leicht glauben könnte, die kleinen äußerlichen Charaktere, in denen nahe verwandte Species meist ohne erkennbare Ursache voneinander abweichen, sondern im Gegenteil die indifferenten (d. h. weder nützlichen noch schädlichen) Eigenschaften, welche verwandten Arten, Gattungen oder größeren Gruppen gemeinsam sind. Im Gegensatz zu ihnen stehen die »adaptiven« oder die nützlichen Charaktere. Als Beispiele für erstere erwähnt er, daß bei den meisten Algen die Scheitelzellen durch horizontale, bei Moosen und Gefäßkryptogamen durch schiefe Scheidewände voneinander getrennt werden, daß die Labiaten gegenständige, die Borragineen spiralständige Blätter besitzen. Ähnliche Beispiele lassen sich auch mit Leichtigkeit für das Tierreich erbringen, denn die Glieder größerer Formenkreise, mögen sie nun Gattungen oder Familien heißen, stimmen stets in einer Anzahl Merkmale überein, die sich aus ihrer gemeinsamen Abstammung von einer Stammform oder von mehreren naheverwandten auf Grund der Vererbung erklären. Um einige Beispiele anzuführen, so unterscheiden sich nach Bath (Arch. f. Biontologie I, 1906), die Geschmacksknospen der Vögel von denen der übrigen Wirbeltiere dadurch, daß die Kerne der Neuroepithelzellen in der apicalen Zellhälfte (nicht in der basalen) liegen; bei den meisten Schneckenschalen zeichnen sich die ersten sogenannten

Digitized by Google

Embryonalwindungen durch eine besondere Farbe oder Skulptur vor den übrigen aus; viele Gattungen oder Familien von Insekten zeigen eine bestimmte Anordnung oder Gestalt der Flügelnerven oder eine charakteristische Flügelform (Schwanzanhang der Segelfalter, eckiger Rand der Vanessen) oder eine besondere Art der Färbung und Zeichnung der Flügel (Augenflecke, Silberflecke usw.); alle Einhufer haben an der Innenseite der Vorderbeine (die echten Pferde auch an den Hinterbeinen) eigentümliche verhornte Hautwarzen, die sogenannten Kastanien; alle Rinder unterscheiden sich von den übrigen Wiederkäuern durch die breiige Form ihrer Fäces; alle Tauben nicken beim Gehen mit dem Kopf, saugen das Wasser beim Trinken, ohne den Kopf bei jeder Schluckbewegung zu heben, bauen ein sehr einfaches Nest und legen nur zwei Eier; und alle decapoden Krebse haben zehn thoracale Beine und ein Strickleiternervensystem. Alle diese Gruppenmerkmale sind von so allgemeiner Natur, daß sie die verschiedensten Existenzbedingungen bald in dieser, bald in jener Form überdauern können, während viele Anpassungen, speziell die äußeren, an welche Nägeli auch wohl allein gedacht hat, z. B. die Fangeinrichtung einer Drosera, auf ganz spezielle Existenzverhältnisse zugeschnitten sind und daher mit dem Wechsel der Lebensverhältnisse häufig abändern und um so inkonstanter erscheinen müssen, als nahverwandte Arten oft verschiedene Wohngebiete besitzen. Zunächst ist nun festzustellen, daß solche Gruppenmerkmale durchaus nicht immer indifferent oder gleichgültig sind. Die Nägelischen Gegensätze sind — abgesehen von der sprachlichen Inkorrektheit, denn »morphologisch« und zur Organisation gehörig sind die nützlichen Eigenschaften ebenfalls — schon aus diesem Grunde nicht stichhaltig. Man darf nicht vergessen, daß die meisten Gruppencharaktere sich aus Zuständen entwickelt haben, denen gegenüber sie einen Fortschritt bedeuten. Das Strickleiternervensystem ist wesentlich leistungsfähiger als ein ungegliedertes oder gar diffuses. Die primitiven Krebse hatten ohne Zweifel, wie noch jetzt viele Entomostraken, viele Paare von Schwimmbeinen, und hieraus hat sich der höhere Zustand der Decapoden entwickelt mit thorcalen Gehbeinen und abdominalen Schwimmbeinen. Daß erstere in fünf Paaren vorhanden sind, hat seinen Grund in der auf Anpassung beruhenden allgemeinen Körpergliederung (Kopf, Brust, Hinterleib) und in der Ausbildung der Mundwerkzeuge. Die meisten »Organisationsmerkmale« haben also einen durchaus adaptiven Charakter, wenn sie im Lichte der Abstammungslehre betrachtet werden; aber sie gehören zu den »allgemeinen Anpassungen«, wie ich sie

Digitized by Google

nennen möchte, weil sie sich unter den verschiedensten Lebensbedingungen bewähren, ebenso wie ein Taschenmesser ein allgemeines Schneideinstrument ist gegenüber dem für eine spezielle Operation gefertigten chirurgischen Werkzeug. Weil nun diese Merkmale größerer systematischer Abteilungen universell-adaptiv sind, deshalb können sie auch sehr konstant sein. Einzelne Gruppencharaktere erscheinen uns indifferent und mögen es vielleicht auch jetzt sein, aber damit ist nicht ausgeschlossen, daß sie in Korrelation stehen mit einer nützlichen Eigenschaft, oder daß dies früher der Fall war. Es ist also nicht richtig, wenn JENSEN (1907, S. 9) schreibt: »Man kann es nicht als zweckmäßig bezeichnen, daß die Insekten gerade drei Paare von Beinen besitzen, die Decapoden fünf Paare, die Schizopoden acht Paare, die Myriapoden beliebige andre Zahlen von Beinen.« Gerade die Tracheaten zeigen uns die allmähliche Vervollkommnung in den Locomotionswerkzeugen sehr deutlich: viele Beine, das Erbteil der Anneliden, bei den Tausendfüßlern — vier Paare bei den Spinnentieren, von denen eins häufig zum Tasten oder sonstwie gebraucht wird —, drei Paare bei den Insekten, weil durch drei Punkte eine Ebene bestimmt wird. Ebensowenig ist es richtig, wenn JENSEN (S. 11) von »indifferenten« Klassenmerkmalen der Säuger spricht. Alle die Verhältnisse, welche für die Mammalia charakteristisch sind: Haare, Reichtum an Hautdrüsen, doppelter Condylus des Schädels, Größe des Großhirns, Zwerchfell, Viviparie, konstante Bluttemperatur u. a. sind Verbesserungen im Vergleich zu der Organisation der Reptilien. Auch die Siebenzahl der Halswirbel ist nicht bedeutungslos, denn um einen schweren Schädel horizontal zu tragen, durfte der Hals nicht zu lang sein, und bei der einmal gegebenen Länge der Wirbel scheint sich jene Zahl bei der Stammform am besten bewährt zu haben und ist dann von dieser auf alle Säuger übergegangen. Solche universell-adaptive Gruppencharaktere brauchen übrigens nicht in dem Sinne konstant zu sein, daß sie in jeder Gattung oder Familie gleich gebaut sind. Im einzelnen findet man wohl immer Unterschiede, indem solche Charaktere den verschiedensten Bedürfnissen gerecht werden können. Der Schwanz hat sich bei fast allen Säugern erhalten, weil er als Greif-, Ruder-, Balancier-, Stütz- und Steuerorgan oder als Fliegenwedel zu dienen vermag, und bei allen Vögeln sind die wichtigsten Organe (Schnabel, Federn, Lunge, Magen, Niere usw.) in einer ganz charakteristischen Form und Zusammensetzung überall vorhanden. Konstanz und Nützlichkeit schließen sich also durchaus nicht aus, aber sie bedingen sich auch nicht. Alle speziellen Anpassungen können von Art zu Art und von Gattung zu Gattung

Digitized by Google

sehr verschieden sein: z. B. finden wir bei nahverwandten Kolibris oft ganz verschiedene Schnabelformen, weil sie an verschiedene Blüten angepaßt sind. Nägelis Behauptung, daß indifferente Merkmale im allgemeinen konstanter sind als adaptive, ist daher unrichtig, und ebenso irrig ist es, daß die Eigenschaften nach der Selectionstheorie um so weiter verbreitet sein müßten, je nützlicher sie sind, denn Konstanz und Nützlichkeit sind voneinander unabhängige Erscheinungen: allgemeine Anpassungen sind konstant, spezielle sehr wechselnd.

Dieser Einwand wird häufig auch in die folgende Form gekleidet: »Weil die Arten vielfach durch indifferente Merkmale voneinander unterschieden sind, so kann die Artbildung nicht auf Selection beruhen« (z. B. bei Korschinsky

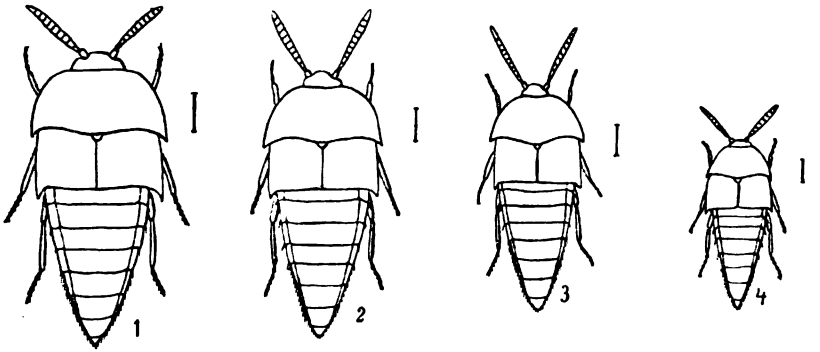


Fig. 14. *Dinarda*-Käferchen nach Wasmann. 1. *D. Maerkeli* Ksw. bei *Formica rufa*. 2. *D. dentata* Grav. bei *F. sanguinea*. 3. *D. Hagensi* Wasm. bei *F. exsecta*. 4. *D. pygmaea* Wasm. bei *F. rufibarbis*.

1899, S. 277; Wasmann 1904, S. 172). Hierauf ist zunächst zu erwidern, daß es im speziellen Falle oft unmöglich ist, zu unterscheiden, ob irgendwelche Artmerkmale, etwa ein bunter Fleck auf einer Blüte oder Haare auf einem Blatt oder Käferbein, nützlich sind und irgend eine biologische Bedeutung (Anlockung von Insekten, Schutz gegen solche, Reinigungsmittel) haben oder nicht. Je mehr man die Lebensweise eines Organismus studiert, um so mehr »Anpassungen« entdeckt man an ihm. Man sei also mit seinem Urteil nicht voreilig und rasch bei der Hand. Derselbe Wasmann, welcher obigen Einwand erhebt, zeigt S. 210 ff., daß vier kleine Käfer der Kurzflüglergattung *Dinarda*, welche nur durch kleine Unterschiede in der Färbung und Größe voneinander abweichen, bei vier *Formica*-Arten als indifferente Gäste leben, und daß diese »vier *Dinarda*-Arten vier verschiedene Anpassungsformen eines und desselben generischen Typus an die vier verschiedenen Wirtsameisen darstellen«.

Digitized by Google

Ohne die Kenntnis dieser Symbiose würde man die specifischen Unterschiede für bedeutungslos gehalten haben. Immerhin gebe ich völlig zu, daß namentlich Arten sehr häufig durch indifferente Merkmale sich unterscheiden, und da von einer Art sich eine ganze Gattung oder Familie ableiten kann, so können sie auch auf die höheren Kategorien unter Umständen übergehen. Daraus folgt aber nur, daß Selection nicht allein bei der Artumwandlung tätig ist, sondern daß auch andre Faktoren hierbei mitspielen, wie sie Darwin selbst im direkten Einfluß der Außenwelt und in der Korrelation der Organe angenommen hat. Hat eine Form durch eine gewisse Summe von Anpassungen sich einen Platz in der Natur gesichert, so kann sie auf Grund lokaler Einflüsse in Arten bzw. Rassen zerfallen, welche durch kleine indifferente Charaktere gesondert sind.

Zusammenfassung. Nägelis Behauptung, daß die indifferenten Eigenschaften sich durch weitere Verbreitung auszeichnen als die adaptiven, und daß besonders die Gruppenmerkmale einen indifferenten Charakter haben, ist nicht richtig. Die Eigentümlichkeiten der höheren systematischen Kategorien sind in erster Linie »allgemeine Anpassungen«, welche dem früheren Zustande gegenüber einen Fortschritt bedeuten, aber zugleich in Bau und Leistungen so universell sind, daß sie für die verschiedensten Lebensbedingungen passen. Spezielle Anpassungen hingegen wechseln oft von Art zu Art oder von Gattung zu Gattung. Diese Tatsachen entsprechen vollkommen der Selectionstherie.

Fünfter Einwand von Wolff (1898, S. 30):

> Es gibt zusammengesetzte Organe und verwickelte Anpassungen, deren Komplikation nur sprungweise erreicht sein kann, während die Selectionslehre kleine, allmählich aufeinander folgende Stufen der Vervollkommnung voraussetzt.

Wolff bezieht sich auf einen Satz Darwins, welcher in dem 6. Kapitel des Ursprungs der Arten den Abschnitt über die Übergangsweisen eröffnet (S. 211). Er lautet: »Ließe sich irgend ein zusammengesetztes Organ nachweisen, dessen Vollendung nicht möglicherweise durch zahlreiche kleine aufeinander folgende Modifikationen hätte erfolgen können, so müßte meine Theorie unbedingt zusammenbrechen.« Darwin zeigt dann weiter, wie äußerst vorsichtig

Digitized by Google

man mit der Behauptung sein muß, »ein Organ habe nicht durch stufenweise Veränderungen irgend einer Art gebildet werden können«, indem er hinweist auf die polyfunktionellen Organe, bei denen später eine Funktion die vorherrschende oder alleinige wird, auf den Funktionswechsel und auf die Erscheinungen der Neotänie[1]). In allen diesen Fällen können Organe oder der Habitus sich verhältnismäßig rasch umändern, ohne daß von einer im eigentlichen Sinne sprungweisen Evolution die Rede sein kann, wie sie etwa Kölliker (1864, S. 181) in seiner Theorie der heterogenen Zeugung auf Grund der Erscheinungen des Generationswechsels annimmt. Darwin wollte mit jenem Satze sagen, daß ein kompliziertes Organ, etwa ein Auge, ein Gehörapparat, ein Kehlkopf, nie plötzlich sprungartig entstanden sein kann, denn das würde voraussetzen, daß eine ganze Anzahl von Variationen zufällig zu gleicher Zeit und in solcher Form entstanden, daß ein harmonisches Zusammenwirken sofort möglich war. Eine solche Annahme wäre absurd, und ist auch meines Wissens von keinem Forscher vertreten worden. Darwin wollte aber mit jenem Satze nicht sagen, daß nicht eine einzelne kleinere oder größere Abänderung einmal plötzlich auftreten könne; hat er doch selbst an verschiedenen Stellen seiner Schriften auf solche »single variations« (einhufige Schweine, stummelschwänzige Katzen, hornlose Rinder, Knospenvariationen) hingewiesen. Es ist ferner selbstverständlich, daß jede Descendenzlehre mit »Schritten« oder »Sprüngen«, d. h. mit meßbaren oder sonst deutlich wahrnehmbaren Unterschieden, die von einer Generation zur nächsten auftreten, zu rechnen hat. Es kann sich immer nur um einen wechselnden Betrag dieser Unterschiede handeln, so daß also keine scharfe Grenze zwischen dem Darwinschen allmählichen und dem Köllikerschen sprungweisen Transformismus vorhanden ist. Ob die Variationen durch eine etwas größere oder kleinere Kluft voneinander getrennt sind, ist für die Selection gleichgültig. Diese muß einsetzen, sobald nur Unterschiede von vitaler Bedeutung an die Variationen geknüpft sind.

Wolff glaubt nun Einrichtungen gefunden zu haben, deren Komplikation nur sprungweise erreicht sein kann, nämlich die untergetauchte, zur Befruchtung sich plötzlich loslösende männliche Blüte von Vallisneria spiralis und die »Rolle« des oberen schiefen Augen-

[1]) Neotänie, d. h. »Ausdehnung der Kindheitsmerkmale« durch früheres Auftreten der Fortpflanzungsperiode, so daß diese während der Larvenzeit eintritt. In diesem Sinne faßt man die Perennibranchiaten (*Proteus*, *Amblystoma*) als geschlechtsreife Larven auf.

Digitized by Google

muskels der Säuger. Die Vallisnerie (Fig. 15) stammt offenbar von Landpflanzen ab und ist allmählich in immer tieferes Wasser eingewandert, wobei wahrscheinlich Selection insofern mitwirkte, als die Pflanzen um so mehr vor Zerstörung durch Landtiere gesichert waren, je

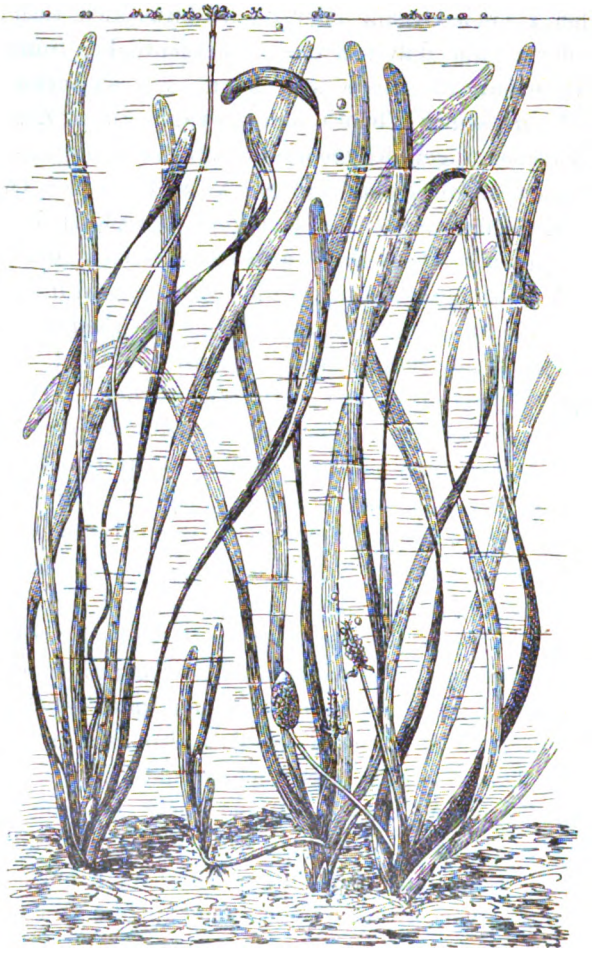


Fig. 15. Vallisneria spiralis nach A. Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben I, S. 625.

mehr sie sich vom Ufer der Gewässer entfernten. Bei dieser Einwanderung in das Wasser, die sicherlich allmählich erfolgte, muß ein Zeitpunkt gekommen sein, wo die Blüten sich im Niveau des Wasserspiegels befanden, bzw. im Begriff standen, zu submersen Organen zu werden. Auf diesem Stadium entwickelte sich eine Varietät, deren männliche Blüten sich ablösten und auf dem Wasser-

Digitized by Google

spiegel schwammen, während die weiblichen sich auf diesem erhielten, indem ihre Stiele in Schraubenwindungen bis zu ihm emporwuchsen. Ich lasse es dahingestellt, ob die Loslösung der männlichen Blüte als spontane Keimesvariation aufgetreten ist oder im Lamarckschen Sinne durch äußere Reize (Wellenbewegung) veranlaßt und später erblich wurde, wie in analoger Weise klimatische Faktoren den Laubfall im Herbst hervorgerufen haben. Die erstere Annahme scheint mir wahrscheinlicher zu sein als die letztere, weil die beiden Blütensorten sich verschieden verhalten, obwohl sie doch den gleichen äußeren Reizen ausgesetzt sind. Eine solche Varietät konnte in größere Wassertiefen einwandern und war dadurch so geschützt, daß sie allein im Kampf ums Dasein erhalten blieb. Dieser Fall scheint mir nicht die geringste Schwierigkeit zu bereiten, denn es war nicht nötig, daß die Anpassung der männlichen Blüte in derselben Generation erfolgte, wie die der weiblichen. Jene kann zuerst als zufällige indifferente Variation aufgetreten sein, d. h. zuerst schwammen die männlichen Blüten zwischen den festsitzenden, nicht veränderten weiblichen umher; darauf erhielten die weiblichen verlängerte Blütenstiele, es folgte die Einwanderung in tieferes Wasser, und nun erst setzte der Kampf ums Dasein ein, indem nur solche Individuen erhalten blieben, deren Pollenträger sich loslösten. Dieses Beispiel paßt gar nicht auf den von Wolff zitierten Darwinschen Satz, denn von einem »zusammengesetzten Organ« kann in diesem Falle überhaupt nicht die Rede sein; ich verstehe auch nicht, wie ein sonst so kritischer Kopf wie Delage (1895, S. 376; 2. Aufl. 1903, S. 403) dieses Beispiel gegen Darwin ausspielen kann, indem er behauptet: »Es ist einleuchtend, daß, wenn das Abreißen der untergetauchten Blüten durch progressive Modifikationen in der Widerstandsfähigkeit des Stiels erfolgte, die ersten Stadien dieser Veränderungen für die Pflanze ohne Wert waren, und daß Selection sie nicht hat entwickeln können.« Dieser Satz ist an sich völlig richtig, aber er beweist nichts gegen das Selectionsprinzip, denn die Auslese beginnt immer erst, nachdem die Variationen da sind. Die hier diskutierte Anpassung der Ablösung eines Pflanzenteiles ist so einfach, daß sie spontan entstanden sein kann und nicht erst allmählich gezüchtet zu werden brauchte.

Noch viel einfacher liegt die Sache mit dem zweiten Beispiele von Wolff, dem Musculus trochlearis oder obliquus superior des Auges der Säuger (Fig. 16). Bei den Fischen bis herauf zu den Vögeln hat der obere schiefe Augenmuskel im wesentlichen denselben Verlauf wie der untere, indem er von einer der Trochlea ent-

Digitized by Google

sprechenden Stelle, also von der vorderen Portion der medialen Orbitalwand entspringt und sich also ungefähr so verhält wie die Sehne dieses Muskels bei den höheren Säugern. Bei *Echidna* ist der Muskel etwas größer geworden und hat sich dabei in eine vordere und eine hintere Portion gespalten; da die letztere sich wegen des beschränkten Raumes nicht in gerader Richtung verlängern kann, so biegt sie sich im Winkel nach hinten um und wird an der Knickungsstelle durch einen Sehnenstreifen festgehalten, womit im Prinzip die Einrichtung einer Rolle gegeben ist. Bei *Ornithorhynchus* hat sich die vordere Portion rückgebildet, die hintere allein ist erhalten, und ihre Sehne reicht vom Bulbus bis zur Trochlea, während der Muskel sich nach hinten zu verlängert hat, um schließlich bei den übrigen Säugern bis zur Ursprungsstelle der geraden Muskeln, also so weit wie irgend möglich ist, nach hinten sich fortzusetzen[1]). Die Monotremen zeigen also sehr deutlich, daß der komplizierte Verlauf des oberen schiefen Augenmuskels über eine Sehnenschleife hinweg allmählich entstanden ist und hier von keiner sprungweisen Entwicklung die Rede sein kann. Daß am Ursprunge eines Muskels sich sehnige Partien entwickeln und später eine isolierte Stellung einnehmen, ist nichts Ungewöhnliches und erklärt sich aus einem durch viele Generationen hindurch ausgeübten starken Zuge, welchem die Gewebe hier ausgesetzt sind. Neuerdings hat sich Nussbaum (1906, S. 18) mit unserm Thema beschäftigt und ist ebenfalls für eine sprungartige Entwicklung eingetreten. Er nimmt — wie mir scheint mit Recht — an, daß die beiden Muskeln von *Echidna* aus derselben Anlage stammen, da sie von demselben Nervus trochlearis versorgt werden, woraus weiter folgt, daß diese Anlage sich gespalten haben muß. Mit andern Worten, die phyletische Differenzierung begann, wie in so vielen Fällen, während der Embryonalperiode. Deshalb braucht aber nicht plötzlich, von einer Generation zur andern,

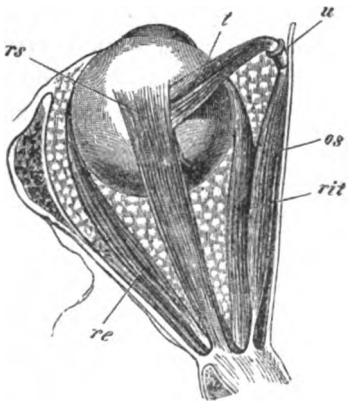


Fig. 16. Die Muskeln des linken Auges von oben. *rs* Rectus superior, *re* Rectus externus, *rit* Rectus internus, *os* Obliquus superior, *t* Sehne dieses Muskels, *u* Knorpelrolle an der inneren Wand der Augenhöhle, um welche die Sehne *t* von *os* läuft. Nach Eckstein, Zoologie.

[1] Siehe Gegenbaur, Vergl. Anatomie. 2. Aufl. 1. 1898. S. 942 und Anatomie des Menschen. 6. Aufl. 2. 1896. S. 583.

Digitized by Google

sich der Wechsel vollzogen zu haben. Die Spaltung kann zuerst unvollkommen gewesen sein und erst allmählich zu zwei scharf gesonderten Muskeln geführt haben, von denen der vordere später verschwand. Ich leugne durchaus nicht, daß sprungartige Variationen vorkommen können und werde weiter unten auf diese Frage näher eingehen, aber im vorliegenden Falle fehlt jeder Beweis für eine solche Annahme. Gegen den eingangs zitierten Darwinschen Satz kann der obere schiefe Augenmuskel jedenfalls nicht ins Feld geführt werden, weil er überhaupt kein »kompliziertes Organ« darstellt.

Zusammenfassung. Es ist bis jetzt kein kompliziertes Organ bekannt, von dem man annehmen müßte, daß es sprungartig entstanden sei. Die von Wolff vorgebrachten Anpassungen der sich ablösenden Vallisneria-Blüte und des oberen schiefen Augenmuskels können überhaupt nicht als kompliziert gelten, wie auch nichts dafür spricht, daß sie plötzlich aufgetreten sind.

Sechster Einwand

von Pfeffer (1894), und in ähnlicher Form von Goette (1898), Cunningham (1898) u. a.

> Die Lehre von der allmählichen Züchtung der neuen Rassen ist unnötig; es genügt die Annahme, daß der Kampf ums Dasein von jeder Art einen guten Durchschnittstypus erhält, welcher durch den Wechsel der äußeren Verhältnisse von Zeit zu Zeit umgeändert und in eine neue Form verwandelt wird.

Der Zoologe G. Pfeffer hat das Bestreben gehabt, die an sich schon so einfache Darwinsche Lehre noch mehr zu vereinfachen, und hat geglaubt, aus derselben die durch Personalauslese auf Grund von Organisationsvorteilen bedingte Züchtung, d. h. die allmähliche Steigerung[1]) der Charaktere, zu immer höherer Vollkommenheit entfernen zu können. Er (1894, Nr. 1, S. 31) drückt dies so aus: »Der Kampf ums Dasein merzt alle schlechten Stücke aus und läßt einige dem Durchschnitt der tadellosen Stücke angehörende Individuen der Art überleben; Veränderungen der äußeren Lebensbedingungen verändern die Arten, indem sie den Durchschnitt der überlebenden Stücke verändern, der Masse der Art also ein andres Gesamtgepräge aufdrücken und sie Verwandten gegenüber als eine andre Rasse, Varietät

[1]) Wie der Ausdruck »Steigerung« zu verstehen ist, geht aus S. 47 hervor.

Digitized by Google

oder Art erscheinen lassen. Der übrige Teil der Darwinschen Lehre, nämlich die allmähliche Züchtung der neuen Rassen und Arten, erscheint somit unnötig; der ureigentliche Darwinsche Grundsatz vom Überleben des Passenden genügt für das Verständnis der in Frage kommenden Formveränderungen.«

Wie aus seinen weiteren Ausführungen hervorgeht, erkennt Pfeffer einen Kampf ums Dasein nur an erstens in der Form der Massenvernichtung, wenn z. B. große physische Gewalten (Erdbeben, Überschwemmung usw.) zahlreiche Individuen eliminieren, und zweitens in der Form der Ausmerzung pathologischer Exemplare. Das Resultat dieses Kampfes ist, daß der Durchschnitt der Überlebenden sich ein wenig erhebt über den Geburtsdurchschnitt, und ein guter, in seinen einzelnen Gliedern fast völlig gleichartiger Mittelschlag übrig bleibt. Pfeffer leugnet aber mit Entschiedenheit einen Konkurrenzkampf zwischen den Individuen dieses Durchschnittstypus und damit eine Auslese bevorzugter und eine Elimination minderwertiger Exemplare. Die divergente Evolution (Spaltung in Arten) und die Anpassungen werden nach ihm hervorgerufen durch die äußeren Existenzbedingungen, im Zusammenhang mit den in den Organismen tätigen Kräften.

Ähnliche, wenngleich weniger scharf präzisierte Ansichten finden wir bei Goette (1898, S. 26), welcher behauptet, daß die Ursachen für den Formenwechsel und die Anpassungen »nicht sowohl im individuellen Nutzen und in dem Kampf ums Dasein gegen andre Tiere zu suchen sind, als vielmehr in dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts«. Im Heerlager der strengen Lamarckianer begegnet man ebenfalls nicht selten der Ansicht, daß der Einfluß des »monde ambiant« genügt, um alles ohne Selection durch direkte Bewirkung zu erklären. So weist z. B. Cunningham (1898, S. 189 und 1900, S. 16) auf das geteilte Auge von *Anableps* hin, dessen obere Hälfte zum Sehen in der Luft und dessen untere zum Sehen im Wasser eingerichtet ist, um daraus zu schließen, daß eine derartige Organisation bei einem Fisch nicht ohne die entsprechende Gewohnheit, das Auge zur Hälfte aus dem Wasser herauszuhalten, eintreten könnte. »Eine ähnliche Argumentation hat Gültigkeit für viele andre spezielle Anpassungsfälle, und die logische Schlußfolgerung ist, daß die Gewohnheiten und die Lebensbedingungen die betreffende Modifikation bestimmten.«

Die Anschauungen der genannten Forscher lassen sich vom Darwinschen Standpunkt aus in doppelter Weise als irrig dartun, erstens indem man zeigt, daß alle Vorbedingungen für eine Personalauslese erfüllt sind, indem die Individuen einer Art verschieden

Digitized by Google

auf dieselben Reize reagieren, und daß hieraus notwendigerweise ein Konkurrenzkampf dieser Artgenossen resultieren muß. Hierauf gehe ich im zweiten und fünften Kapitel näher ein. Zweitens, indem man dartut, daß der Einfluß der Außenwelt allein nicht genügt zur Erklärung der Tatsachen, was im folgenden geschehen soll.

Daß veränderte Lebensbedingungen umgestaltend auf jeden Organismus einwirken, ist durch tausendfältige Erfahrung bewiesen, aber ebenso sicher scheinen mir folgende zwei Sätze zu sein:

1. Zahllose Anpassungen sind unter relativ gleichbleibenden äußeren Verhältnissen entstanden und langsam vervollkommnet worden;

2. ändern sich die äußeren Verhältnisse, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß hierdurch ein Organ in ungünstiger Weise beeinflußt wird, viel größer als daß es verbessert wird, denn für diesen Fall sind immer nur eine oder einige wenige Möglichkeiten vorhanden, während zahllose Wege zur Verschlechterung führen. Der regellose Wechsel der äußeren Faktoren kann daher allein nie zu einer allmählichen Vervollkommnung eines Organs geführt haben. Dies ist nur möglich, wenn der Kampf ums Dasein alle diejenigen Individuen ausmerzt, welche zufällig nicht in der erwünschten Richtung abänderten.

Zur Illustration dieser Sätze denke man z. B. an die Stacheln des Stachelschweins, an die Barten der Wale (Fig. 5), an die Chamäleonzunge (Fig. 17) und an die Augen der Gastropoden, welche vom einfachen Pigmentbecher an bis zu komplizierten Organen sich entwickelt haben. Niemand wird glauben, daß in diesen Fällen bloß durch beständig wechselnde Einflüsse der Außenwelt Stufe um Stufe der Vervollkommnung bewirkt worden wäre. Ich bin überzeugt, daß die Wirkung gleich bleibender äußerer Faktoren sich im Laufe der Generationen verstärken kann, wie ja auch vielfach individuell mit der Zeitdauer die Wirkungen einer Ursache (z. B. die schädlichen Folgen des Alkohols, die günstigen verbesserter Ernährung) zunehmen. Aber auf diese Weise können doch immer im allgemeinen nur Anfangsstadien, also z. B. niedrige Barten oder Stacheln, aber keine hochgradigen Bildungen erzeugt worden sein, weil sich der Organismus bald an die von außen kommenden Reize gewöhnt. Die eidechsenartigen Vorfahren des Chamäleons haben sicherlich ihre Zunge etwas vorstrecken, vielleicht auch schon Insekten mit Hilfe derselben ergreifen können, wie aber sollte es möglich gewesen sein, daß bloß durch Wechsel in der Art der Insektennahrung oder andrer äußerer Einflüsse aus einer einfachen Eidechsenzunge eine so raffinierte

Digitized by Google

Schußwaffe wurde. Ebensowenig ist zu begreifen, wie durch geringfügige Änderung der Lebensweise der Pigmentbecher einer Schnecke veranlaßt wurde, sich zu schließen, um dann bei einem abermaligen Wechsel eine Linse zu bilden. Wir haben keinen Grund zu der Annahme, daß seit dem Cambrium sich die Lichtverhältnisse, welche auf ein Schneckenauge einwirken konnten, wesentlich verändert haben, und diese können doch wohl hierfür allein in Betracht kommen, nicht etwa Modifikationen der Ernährung, Bewegung, der umgebenden Temperatur und dergleichen. Man betrachte ferner die Fische der Tiefsee (Fig. 49—51)! Welche Fülle seltsamer und verschiedenartigster Gestalten mit den raffiniertesten Anpassungen trotz der

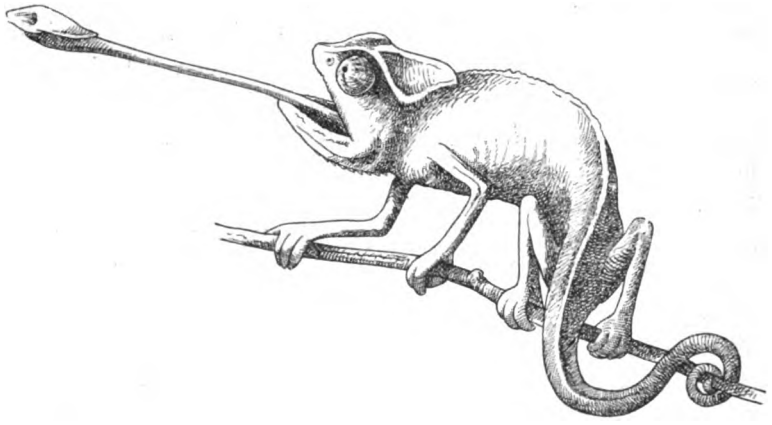


Fig. 17. *Chamaeleon vulgaris* mit langer Fangzunge zum Ergreifen von Insekten und mit Klammerfüßen und Wickelschwanz, um sich an dünnen Zweigen festhalten zu können.

außerordentlichen Gleichförmigkeit der Existenzbedingungen, die sich seit dem Beginn der Tertiärzeit höchstens in der Temperatur etwas verändert haben dürften. Jeder, welcher sich mit Planctonstudien beschäftigt hat, muß erstaunt gewesen sein über den schier unbegrenzten Formenreichtum, den die in ihren physikalischen Verhältnissen so monotone Wasseroberfläche des Meeres birgt. Salzgehalt, Strömung, Temperatur, Lichtfülle und Wellenschlag schwanken selbstverständlich von Ort zu Ort, aber trotzdem steht die Zahl der Gestalten und Differenzierungen in gar keinem Verhältnis zu derjenigen der wechselnden äußeren Faktoren, wenn wir den Konkurrenzkampf der Organismen unter- und gegeneinander nicht mitrechnen. Dazu kommt, daß die physikalischen Reize in den oberflächlichen Wasserschichten um ein Mittel hin und her pendeln (zunehmende Temperatur und Lichtintensität im Sommer, abnehmende im Winter und dergleichen), wodurch eine andauernde Progression der Reizwirkungen

Digitized by Google

zur Unmöglichkeit wird. Und trotzdem zeigen allein die Radiolarien eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der Skelete und einen ungeahnten Reichtum an zierlichen mechanischen Anpassungen (vgl. HÄCKER, Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1906), von Diatomen, und Foraminiferen, Medusen, Pteropoden, Heteropoden, Sagitten und Krebsen gar nicht zu reden! Wechselvoll in tausend Abstufungen und Formen spielt sich in der weiten Wasserwüste nur der Kampf der Lebewesen ab, und dieser, der ja im Grunde genommen nur ein Glied in der Kette der äußeren Faktoren ist, muß die Haupttriebkraft der Evolution gewesen sein. Wir sehen also, daß trotz großer Eintönigkeit in den chemisch-physikalischen Komponenten das organische Leben sich vielfach zu höchster Blüte entwickelt hat.

Nun bestreite ich natürlich nicht, daß die Vorfahren der recenten Arten auf den meisten Gebieten der Erde im Laufe der geologischen Epochen mannigfache Wechsel ihrer Umgebung in bezug auf Klima, Vegetation u. a. durchlebt haben. Aber wie konnten derartige Wechsel eine beständige Steigerung der Organisationshöhe bewirken, wie es PFEFFER annimmt! Vom einfachen Pigmentbecher bis zum Cephalopodenauge ist ein weiter Weg, der langsam Stufe für Stufe zurückgelegt werden mußte; wenn diese Stufen nun immer durch äußere Faktoren veranlaßt wurden, welche Weisheit erklärt uns dann die sich hierin offenbarende prästabilierte Harmonie? Als die Bildung einer Linse erforderlich war, weshalb änderten sich gerade damals die Existenzbedingungen so, daß sie das erwünschte Resultat bewirkten? Sie hätten doch auch eine Rückbildung oder irgend eine indifferente Veränderung veranlassen können. Und wie konnte derselbe Wechsel im Klima oder dergleichen bei den verschiedensten Arten die jeweiligen verschiedensten Bedürfnisse befriedigen? Und wie konnte dieselbe äußere Veränderung reciproke Anpassungen, z. B. die Blumen und die Mundwerkzeuge der die Bestäubung vermittelnden Insekten, hervorrufen oder auf eine höhere Stufe rücken? Klimatische Faktoren müssen alle Individuen einer Art im wesentlichen gleich beeinflussen; sie vermögen nur »bestimmte«, aber nicht »individuell fluktuierende«, von Person zu Person wechselnde, »zufällige« Variationen hervorzurufen. Nur die letzteren können so vielseitig sein, daß die richtige Variation in jedem Moment vorhanden ist. Es ist klar, wer wie PFEFFER und GOETTE von »dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts« ausgeht, der strandet entweder an einer prästabilierten Harmonie oder an einem dem Organismus immanenten Vervollkommnungstrieb, dessen Betätigungen, durch die äußeren Faktoren veranlaßt, gleichsam ausgelöst werden.

Digitized by Google

Pfeffer hat auch diese Konsequenz gezogen. Er findet, daß der Rouxsche Kampf der Teile im Organismus um Nahrung und Raum alle Anpassungen hervorruft. »Es kämpfen bei der Bildung jedes Organismus sämtliche Teile, und das Endergebnis ist, daß das, was der Organismus nach Erledigung seiner Entwicklung, also seines Hauptwachstums, an Teilen hervorbringt, etwas Gutes ist, das Beste, was er aus dem Vorhandenen überhaupt hervorbringen konnte; denn der Kampf der Teile ließ ja nur das funktionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare, überleben.« Es liegt eigentlich offen zutage, daß Pfeffer die Tragweite dieses Prinzips weit überschätzt, denn wenn sich die Existenzbedingungen ändern, werden die Teile verschieden hiervon betroffen, und der Kampf derselben muß eine andre Form annehmen. Aber woher kommt es, daß dieses veränderte, rein mechanische Spiel der Kräfte nun sofort wieder etwas Zweckmäßiges liefert, wo die Chancen für die Erzeugung einer Verschlechterung doch weit größer sind als diejenigen einer Verbesserung? Ich gehe auf die Unhaltbarkeit des Rouxschen Prinzips jedoch in extenso erst im dritten Kapitel ein und betone nur noch, daß es wenig konsequent ist, den Kampf ums Dasein in der denkbar schroffsten Form als Intrapersonalkampf zuzugeben, aber die mildere Stufe der Konkurrenz der Artgenossen zu leugnen. Endlich sei rücksichtlich der oben zitierten Bemerkung von Cunningham hervorgehoben, daß kein Darwinist den tiefgreifenden Einfluß der Lebensgewohnheiten leugnen wird, und daß ich persönlich auch davon überzeugt bin, daß die hierdurch bewirkten Veränderungen von den Eltern auf die Kinder zum Teil übergehen und so eine allmähliche Steigerung des Effekts im Laufe der Generationen eintritt. Sicherlich aber wird dieser Einfluß sich an den verschiedenen Individuen verschieden äußern und dadurch der Selection Gelegenheit zum Eingreifen bieten. In dem Falle von *Anableps* werden vielleicht einige Individuen gar nicht, andre nur unvollkommen die Gewohnheit angenommen haben, das Auge zur Hälfte aus dem Wasser zu halten, und jene werden dadurch benachteiligt worden sein. Von denjenigen Tieren, welche die Gewohnheit annahmen, werden einige sich rasch, andre sich langsam verändert haben, und in verschieden günstigem Grade, was eine Auslese zur Folge hatte. Cunninghams Einwand sagt daher in Wirklichkeit nichts gegen die Selectionslehre, sondern bestätigt nur die alte Wahrheit, daß die Zuchtwahl an sich nichts Neues schaffen kann.

Zusammenfassung. Die Darwinsche Lehre läßt sich nicht dadurch vereinfachen, daß man den Konkurrenzkampf der Arten und der Artgenossen leugnet und nur die Elimi-

Digitized by Google

nation krankhafter Individuen zugibt. Die Entstehung der Arten und der Anpassungen wäre dann nur eine Folge der regellos wechselnden chemisch-physikalischen Faktoren; diese Annahme genügt nicht, weil sie den Formenreichtum monotoner Lebensgebiete und die Entstehung komplizierter Anpassungen unerklärt läßt.

Siebenter Einwand

von H. DE VRIES (1901, S. 83 und ähnlich an vielen andern Stellen in 1903, 1906):

Die Darwinsche Selectionstheorie rechnet mit linearen oder, was dasselbe besagt, mit fluktuierenden Variationen. Diese gewähren jedoch nicht genügendes Material zur Erzeugung neuer Formen. Durch sie kann das Bestehende »verringert oder vergrößert werden, Neues entsteht aber dabei nicht. Die Differentiation der Organismen beruht aber im großen und ganzen auf der Entwicklung neuer Eigenschaften; sie findet somit das erforderliche Material nicht in der linearen Variation der bereits vorhandenen Merkmale«. »Selection führt nicht zur Entstehung von Artmerkmalen.«

Dieser Einwand zieht sich, bald in dieser, bald in jener Form, durch alle Schriften von DE VRIES hindurch und ist das Hauptargument, um den Eindruck hervorzurufen, daß die Mutationstheorie einen wesentlichen Fortschritt gegenüber dem Darwinismus bedeute. Nun sind ja freilich Unterschiede in den Auffassungen vorhanden, auf die ich im Kap. III, 5 näher eingehe und die in der Hauptsache darin bestehen, daß DARWIN ein Anhänger LAMARCKS und als solcher überzeugt war, daß somatogene Eigenschaften unter Umständen erblich sein können, während DE VRIES sich WEISMANN angeschlossen hat und nur mit blastogenen Variationen rechnet. Der obige Einwand ist völlig hinfällig und erklärt sich daraus, daß DE VRIES die Ansichten DARWINS ganz unrichtig wiedergegeben und einen Gegensatz konstruiert hat, der in Wirklichkeit gar nicht existiert. Dieses Kunststück hat er dadurch fertig gebracht, daß er die Bezeichnung »fluktuierende Variationen« in einem ganz andern Sinne braucht als DARWIN. DARWIN ließ (s. Einleitung, S. 6) die nicht erblichen Variationen ganz außer Betracht, weil sie für die Descendenzlehre keine Bedeutung haben, und unterschied unter den erblichen Variationen zwei Sorten:

1. die »bestimmten«, welche bei allen Individuen einer Art im wesentlichen gleich ausfallen, weil sie durch die gleichen Reize der Außenwelt hervorgerufen werden;

Digitized by Google

2. die »unbestimmten«, »individuellen« oder »fluktuierenden«, welche bei einzelnen Individuen sich zeigen und die er auch wohl »spontane« nennt, weil sich keine Ursache für ihr plötzliches Auftreten angeben läßt.

Obwohl Darwin die Bedeutung der »definite variability« keineswegs unterschätzte, rechnete er doch hauptsächlich mit der »fluctuating variability« aus Gründen, die bei Besprechung des vorigen Einwandes schon angedeutet sind und bei Erörterung des Gegensatzes zwischen Lamarckismus und Selectionstheorie ausführlich behandelt werden sollen (siehe Kap. V). Der springende Punkt ist, daß die Fluktuationen zwar in der Regel nur unbedeutende Abänderungen darstellen, daß sie aber in ihrer Qualität richtungslos nach allen Seiten auseinandergehen und sehr häufig sind, so daß im entscheidenden Moment die vom Kampf ums Dasein geforderte Variation wenigstens bei einigen Individuen einer Art vorhanden sein wird. Zuweilen erzeugt die fluktuierende Variabilität vereinzelte Abweichungen, welche sich sehr beträchtlich unterscheiden und plötzlich auftreten, so namentlich bei den »Knospenvariationen« der ungeschlechtlich vermehrten Pflanzen. Er sagt von solchen Sprungvariationen (Var. II, S. 109): »Alle die oben aufgezählten Charaktere, welche in einem vollkommenen Zustande auf einige der Nachkommen überliefert werden und auf andre nicht — die distinkten Farben, Nacktheit der Haut, Glätte der Blätter, das Fehlen von Hörnern oder dem Schwanz, überzählige Zehen, Pelorismus, zwerghafte Struktur usw. —, alle diese sind, wie man weiß, plötzlich bei individuellen Tieren und Pflanzen aufgetreten« und ibid. S. 280: »einige (Rassen) haben einen halbmonströsen Charakter, wie die »krummbeinigen Pinscher, die bei der Kaninchenjagd so nützlich sind«; dann Dachshund, Ancon-Schafe, Niata-Ochsen, polnische Hühner, Pfauentauben usw. Ihre charakteristischen Züge sind meist plötzlich erlangt worden, trotzdem sie später in vielen Fällen durch sorgfältige Zuchtwahl vergrößert worden sind.« Wegen ihres vereinzelten Auftretens nennt er solche stark abweichende Abänderungen zuweilen auch »single variations« [1]), schreibt ihnen aber wegen ihrer Seltenheit keine allgemeine Bedeutung für die Artbildung zu.

Jetzt kommt de Vries und engt den Begriff der fluktuierenden Variationen, ohne auf Darwin Rücksicht zu nehmen, so ein, daß sie

[1]) Nach de Vries soll Darwin für »single variations« auch den Ausdruck »sports« gebraucht haben. Das ist richtig, er nennt z. B. die »sudden changes« der Tauben (Auftreten von Hauben auf dem Kopf, von Beinfedern) »sports« (Var. I, Kap. VI engl. Ausgabe); weiter erzählt er, daß die Gärtner stark abweichende Knospenvariationen ebenso benennen und bemerkt dazu, es wäre ein »ill-defined expression«.

Digitized by Google

nur nach der + oder der — Seite abändern, also nur quantitative, auf wechselnder Ernährung beruhende Schwankungen bezeichnen und nennt sie deshalb auch »lineare« oder »graduelle« Variationen. Sie sollen beherrscht werden von dem QUETELETschen Gesetz[1]), welches bekanntlich überwiegend für die nicht erblichen Variationen gilt. So schreibt er 1901, S. 36 von der QUETELETschen Variabilität: »Man hat diese Variabilität fluktuierende, graduelle, kontinuierliche, reversible, begrenzte, statistische und individuelle genannt« und sagt von ihr S. 38: »Die individuelle Variabilität ist, bei Aussaat, in sich zurückkehrend, die Formen ihrer Varianten sind zusammenhängende, kohärente, nicht intermittierende. Sie ist centrisch, da ihre Formen stets um einen Mittelpunkt von größter Dichte gruppiert sind. Endlich ist sie, was wohl am wichtigsten, linear, da die Abweichungen stets nur in zwei Richtungen, nach mehr oder nach weniger stattfinden. Letzteres hat zu den Bezeichnungen Plusvariationen und Minusvariationen Veranlassung gegeben.« Die Worte »bei Aussaat in sich zurückkehrend« beziehen sich auf das GALTONsche Regressionsgesetz, welches in erster Linie[2]) für nicht erbliche, von der jeweiligen Lebenslage abhängige Variationen gilt. Noch deutlicher spricht sich DE VRIES an einer andern Stelle (S. 451) über die Inkonstanz[3]) der individuellen Variabilität aus: »Varianten sind das, was man auch individuelle Abweichungen nennt; sie gehören dem Gebiete der fluktuierenden Variabilität an. Ihre Merkmale verschwinden bei geeigneter Kultur; sie sind in dieser Hinsicht als unbeständige Formen zu be-

[1]) QUETELETS Gesetz besagt, daß die Abweichungen sich um einen Durchschnittswert gruppieren und um so seltener sind, je extremere Werte sie darstellen. Es läßt sich am leichtesten an den nichterblichen Variationen demonstrieren, weil diese von den Schwankungen der Lebenslage abhängen und bei einer großen Anzahl von Individuen daher alle Übergänge vom Mittelwert bis zu den Extremen aufgefunden werden können. Dieses Gesetz läßt sich zuweilen jedoch auch bei Gemischen von erblichen Variationen erkennen. Bei unsern Gartenschnecken können z. B. die Schalen ungebändert (= 0) sein oder 1, 2, 3, 4 oder 5 Bänder haben, und diese Variationen sind, wie LANG gezeigt hat, erblich. Nun kann es vorkommen, daß in einer Gegend die dreibänderigen am häufigsten sind und gegen 0 und 5 zu die Tiere seltener werden, so daß sich eine Kurve dieser fluktuierenden Variabilität (im Sinne DARWINS) konstruieren läßt. Das QUETELETsche Gesetz ist also nicht geeignet, um zwischen erblichen und nichterblichen Variationen mit Sicherheit zu unterscheiden.

[2]) Es gilt, wie JOHANNSEN (1903) gezeigt hat, auch für »Populationen«, d. h. für Gemische von erblichen Variationen (Typen), aber nicht für reine Typen.

[3]) Denselben Fehler hat übrigens vor DE VRIES schon ROSA (1899; deutsche Ausgabe 1903, S. 68—82) gemacht, indem er die nicht (oder nur selten) erblichen Variationen als »DARWINsche« bezeichnet und in Gegensatz stellt zu den »phylogenetischen«.

Digitized by Google

trachten.« Den Gegensatz zu dieser individuellen, fluktuierenden Variabilität bildet nach DE VRIES die mutative. Die Mutationen sind in hohem Maße erblich, treten plötzlich auf, sind richtungslos und weichen in deutlicher Weise, bald nur sehr wenig, bald mehr von der Stammform ab (Näheres hierüber Kap. III, 5), wobei zugegeben wird, daß die »single variations« von DARWIN zu ihnen gehören.

Die Gegensätze der beiden (neben WEISMANN und WALLACE bedeutendsten) Vertreter des Selectionsprinzips gehen aus folgender Übersicht klar hervor:

Variationen	DARWIN (1859)	DE VRIES (1901)
nicht-erbliche	von DARWIN nicht weiter geschildert und untersucht, weil sie für die Descendenzlehre bedeutungslos sind.	bilden die fluktuierende, individuelle Variabilität, sind von der jeweiligen Lebenslage (Ernährung im weitesten Sinne) abhängig, schwanken linear nach + und — um einen Durchschnitt (QUETELETS Gesetz), und schlagen, wenn Extreme zur Nachzucht ausgewählt worden sind, zurück (Regressionsgesetz).
erbliche	1. bestimmte, bei allen Artgenossen gleich auftretend als Folge gleicher äußerer Faktoren, daher für die Evolution von Bedeutung. 2. fluktuierende, individuelle, welche zufällig, spontan, ohne nachweisbare Ursache bei einzelnen Artgenossen auftreten. Sie sind richtungslos nach Qualität und Quantität der Abweichungen und zerfallen in a) unbedeutende Abänderungen, welche sehr häufig und immer vorhanden sind und das Hauptmaterial der natürlichen und künstlichen Selection abgeben. b) bedeutende, auffällige Abänderungen, welche sehr selten sind (single variations, sports) und daher nur geringe Bedeutung für die Artbildung haben.	bilden die mutative Variabilität, treten plötzlich, stoßweise, zufällig, ohne nachweisbare Ursache auf; sie sind richtungslos nach Qualität und häufig auch nach Quantität und zeigen bald kleinere, bald größere Abweichungen; sie kommen immer (beim ersten Auftreten) sehr vereinzelt vor.

Digitized by Google

Auf eine genaue Analyse dieser Gegensätze gehe ich erst später bei einer kritischen Besprechung der Mutationstheorie ein; hier interessiert uns mit Rücksicht auf obigen Einwand nur folgendes:

1. DE VRIES hat DARWIN mißverstanden und seine Ansichten nicht richtig wiedergegeben[1]).

2. Was DE VRIES als fluktuierende, individuelle Variationen bezeichnet, ist etwas ganz andres als was DARWIN unter diesen Worten versteht. DE VRIES verwendet diesen Ausdruck für die nichterblichen Abänderungen, welche je nach der Gunst der Verhältnisse bei verschiedenen Individuen nach oben und nach unten um einen Durchschnittswert schwanken, während DARWIN darunter die kleinen erblichen Unterschiede der Artgenossen versteht, die mit den Mutationen von DE VRIES identisch sind, abgesehen von gewissen, später zu erörternden Verhältnissen. Eine Auslese nicht erblicher Variationen führt selbstverständlich nie zu einem dauernden Erfolg.

3. Daher ist auch jener Einwand hinfällig, denn DARWIN ist es nie in den Sinn gekommen, seine Theorie nur auf nicht erblichen Plus- und Minusvariationen aufzubauen; er rechnet im Gegenteil beständig mit neuen erblichen Charakteren der verschiedensten Art, betont jedoch, daß diese zuerst in geringem Grade aufzutreten pflegen.

4. Anderseits soll man die Bedeutung der Plus- und Minusvariationen, wenn sie nur erblich sind, nicht unterschätzen. Tausende von gut unterschiedenen Arten differieren nur in dem Ausbildungsgrade derselben Eigenschaft. Durch bloße Zunahme oder Abnahme kann eine Eigenschaft sich so sehr verändern, daß sie als ein neuer Charakter bei der üblichen systematischen Abgrenzung gelten kann. Ein glattes, ein mit wenigen Härchen und ein mit dichtem Flaum besetztes Blatt sind nur lineare Variationen, trotzdem können sie sehr wohl zur Begrenzung von Arten dienen. Nahe verwandte

---

[1]) Man vergleiche z. B. den Satz von DE VRIES (1901, S. 21): »Seine (DARWINS) Variabilität ist also stets als ein doppelter Vorgang aufzufassen. Sie besteht aus ‚individual differences' und ‚single variations'. Die ersteren gehören zu denjenigen Erscheinungen, welche wir jetzt individuelle Variabilität nennen, und welche von dem Gesetze QUETELETS beherrscht werden. Die letzteren sind zufällige spontane Abänderungen, unsern Mutationen entsprechend.« Hieran ist folgendes unrichtig: a) individual differences und single variations sind nicht Gegensätze, sondern letztere bilden nur einen Teil von ersteren; b) die individual differences von DARWIN haben mit der »individuellen Variabilität« von DE VRIES nichts zu tun und folgen auch nicht immer dem QUETELETschen Gesetz; c) zufällig und spontan sind nicht bloß nach DARWIN die single variations, sondern alle individual differences. Man vergleiche z. B. den schon oben (S. 31) zitierten Satz über die Wirkung der natürlichen Selection: »ihre Tätigkeit hängt absolut ab von dem, was wir in unsrer Unkenntnis spontane oder zufällige Variabilität nennen«.

Digitized by Google

Schmetterlinge — man denke an die verschiedenen Vanessen und Lycaenen — zeigen oft dieselben Grundelemente der Zeichnung und Form, so daß sie nur durch Plus- oder Minusvariationen sich unterscheiden. Wenn man will, beruht ja die ganze unendliche Mannigfaltigkeit der organischen Verbindungen nur auf der größeren oder geringeren Zahl von Atomen derselben wenigen Elemente, die sich zu einem Molekül verbinden.

Um nicht mißverstanden zu werden, betone ich hier ausdrücklich, daß DE VRIES kein Gegner des Selectionsprinzips an sich ist, sondern nur die Ansicht bekämpft, daß neue Arten durch andauernde Selection linearer Variationen hervorgerufen werden. Für die Mutationen liefert die natürliche Auslese das richtende Prinzip, denn viele derselben sind nachteilig. »Die Mutationen sind richtungslos; ein Teil der neuen Typen geht ohne Nachkommenschaft zugrunde. Zwischen den übrigen, den neu entstandenen und sofort völlig ausgebildeten Arten muß später die natürliche Auslese entscheiden, wenn nicht die Kultur dazwischen tritt« (1901, S. 181).

Zusammenfassung. Der obige Einwand ist hinfällig, weil DE VRIES ein Zerrbild der Anschauungen DARWINS entworfen hat; die Ansichten beider Forscher stimmen vielmehr, abgesehen von der Frage der Vererbbarkeit somatogener Merkmale, im wesentlichen überein.

B. Wesentliche Einwände.

Achter Einwand

von HUBER (1870, S. 233), MIVART (1871, S. 26 ff.), KÖLLIKER (1872, S. 28), WIGAND (1874, S. 130 ff.), NÄGELI (1884, S. 310 ff.), SPENCER (1893), BATESON (1894, S. 15), REINKE (1899), KASSOWITZ (1899, S. 126), ROSA (1903, S. 63) und vielen andern.

Unbedeutende Abänderungen können keine Auslese veranlassen, da sie keine wesentlichen Vorteile gewähren, und können daher auch nicht durch Selection gesteigert werden. Der Darwinismus erklärt nicht die Fortbildung der noch nicht nützlichen Anfangsstadien vieler Organe.

Nach DARWIN sind es die kleinen, bei allen Arten und Organen sich zeigenden individuellen Verschiedenheiten, welche das Hauptmaterial für die natürliche Zuchtwahl abgeben, nicht etwa die vereinzelt (»single variations«) auftretenden, auffallenden oder gar

Digitized by Google

monströsen Abweichungen. So sagt er z. B. (Entstehung, S. 101): »Kann man es denn, wenn man sieht, daß viele für den Menschen nützliche Abänderungen unzweifelhaft vorgekommen sind, für unwahrscheinlich halten, daß auch andre mehr und weniger einem jeden Wesen selbst in dem großen und zusammengesetzten Kampfe ums Leben vorteilhafte Abänderungen im Laufe vieler aufeinander folgenden Generationen zuweilen vorkommen werden? Wenn solche aber vorkommen, bleibt dann noch zu bezweifeln (wenn wir uns daran erinnern, daß offenbar viel mehr Individuen geboren werden, als möglicherweise fortleben können), daß diejenigen Individuen, welche irgend einen, wenn auch noch so geringen Vorteil vor andern voraus besitzen, die meiste Wahrscheinlichkeit haben, die andern zu überdauern und wieder ihresgleichen hervorzubringen? Anderseits können wir sicher sein, daß eine im geringsten Grade nachteilige Abänderung unnachsichtlich zur Zerstörung der Form führt.« In der »Abstammung des Menschen« sagt er im gleichen Sinne: »Es ist die Auswahl der unbedeutend besser begabten, und die Beseitigung der ebenso unbedeutend weniger gut begabten Individuen, und nicht die Erhaltung scharf markierter und seltener Ausnahmen, welche zur Verbesserung einer Species führt.« Endlich zitiere ich noch Var. II, S. 220, wo er von der Zuchtwahl sagt: »Ohne Variabilität kann nichts erreicht werden. Es genügen aber unbedeutende individuelle Differenzen, und diese sind wahrscheinlich die einzigen, welche bei der Erzeugung neuer Species von Wirksamkeit sind.«

Derartige Sätze fordern ohne Zweifel zunächst zum Widerspruch heraus, denn es ist nichts weniger als selbstverständlich, und die Erfahrungen des alltäglichen Lebens bezüglich des Menschen sprechen auch nicht dafür, daß unbedeutende Unterschiede die Entscheidung im Kampf ums Dasein bewirken. Eine große Zahl von Gegnern, unter denen namentlich Mivart und Nägeli genannt zu werden verdienen, erhoben den oben genannten Einwand und verschärften ihn teilweise in übertriebener Weise dadurch, daß sie, wie noch neuerdings Kassowitz und Wasmann (1904, S. 172), von einer Auslese »minimaler«, »unmerklich kleiner« oder gar »infinitesimaler« Variationen sprachen. In denselben Fehler verfällt de Vries (1906, S. 435 und an andern Stellen), wenn er Darwin die Annahme »nahezu unwahrnehmbarer« Veränderungen zuschreibt. Darwin hat ein ganzes Kapitel, das siebente seines Hauptwerkes, diesen Einwürfen gewidmet. Es geht aus ihm hervor, daß er natürlich nicht an »unendlich kleine« Abweichungen denkt und diesen eine Entscheidung über Sein oder Nichtsein zuschreibt, sondern daß er nur meint, die »slight variations«

Digitized by Google

(geringe Abweichungen), wie er sich meist ausdrückt [1]), der individuellen Variabilität seien erstens fast ausnahmslos vorhanden und zweitens in sehr vielen Fällen groß genug, um eine Auslese zwischen den Gliedern einer Art zu veranlassen. DARWIN hat aber selbstverständlich nie bezweifelt, daß diese Differenzen häufig zu unbedeutend sind, um über Leben und Tod zu entscheiden. So sagt er (Entstehung, S. 101): »Abänderungen, welche weder vorteilhaft noch nachteilig sind, werden von der natürlichen Zuchtwahl nicht berührt.« Trotzdem, glaube ich, kann man DARWIN nicht ganz davon freisprechen, daß er zuwenig betont hat, eine Variation komme erst dann für die Züchtung in Betracht, wenn sie von vitaler Bedeutung ist, d. h. wenn alle Formen, die sie nicht besitzen, rettungslos über kurz oder lang, im Laufe von einer oder von vielen Generationen, dem Untergange verfallen sind. Es tritt bei ihm nicht scharf und präzis dieser Begriff hervor, den LLOYD MORGAN negativ als Eliminationswert (elimination value) und ROMANES positiv als Selectionswert (selection value) bezeichnet hat, sondern bei Besprechung der MIVARTschen Einwände rücksichtlich der Entstehung des Auges, der Milchdrüse, der Barten und der Pedicellarien begnügt er sich mit dem Nachweise, daß diese Organe auf jeder Stufe nützlich waren und schließt daraus, folglich konnten sie auf jeder Stufe durch Selection gesteigert werden. Und doch ist es durchaus notwendig, wenigstens wahrscheinlich zu machen, daß die durch individuelle Variabilität erzeugten Fortschritte jedesmal so nützlich waren, daß sie Selectionswert besaßen, denn nur in diesem Falle konnte eine Steigerung eintreten. Es ist natürlich nicht nötig, daß der mit einer neuen Varietät verbundene Vorteil sofort Selectionswert besitzt, d. h. der ersten Generation schon zum vollständigen Siege über die nicht veränderte Stammform verhilft. Es genügt, wenn er der Varietät ein erheb-

[1]) Ich kenne nur eine Stelle bei DARWIN (Var. II, S. 469), wo er sich sehr scharf ausdrückt und von »äußerst unbedeutenden Verschiedenheiten« spricht, weil er den Gegensatz zu den sprungartigen Variationen möglichst betonen will. Sie lautet: »Anderseits haben wir reichliche Beweise für das beständige Auftreten unbedeutender individueller Differenzen der verschiedenartigsten Weisen im Zustande der Natur; und hierdurch werden wir zu dem Schlusse geführt, daß Species im allgemeinen durch die natürliche Zuchtwahl nicht abrupter Modifikationen, sondern äußerst unbedeutender Verschiedenheiten entstanden sind.« Will man genau erfahren, an welche Abänderungsgrade DARWIN gedacht hat, so muß man seine Beispiele studieren. Man findet bei den »individuellen Variationen« des Pferdes (Var. I) erwähnt: 8 Schneidezähne statt 6, 19 Rippen statt 18, überzählige Knochen in der Ferse, Rudimente eines Hipparion-ähnlichen Mittelhandknochens, hornartige Vorsprünge auf dem Stirnbein u. a., aber keine »minimalen« Abweichungen.

Digitized by Google

liches numerisches Übergewicht verschafft, denn dieses wird im Laufe der Generationen zur Alleinherrschaft führen. Der Nachweis des Selectionswertes ist häufig besonders schwer für die Anfangsstufen nützlicher Organe zu erbringen, so daß Darwin selbst eingesteht (Entstehung S. 224): »Diese Schwierigkeit schien mir manchmal beinahe ebenso groß zu sein als die hinsichtlich der vollkommensten und zusammengesetztesten Organe.« Er geht auch entschieden zu weit, wenn er behauptet, »daß eine im geringsten Grade nachteilige Änderung unnachsichtlich zur Zerstörung der Form führt«. Es ist sehr wohl möglich, daß irgend ein kleiner Nachteil durch die Laune des Zufalls nicht zu voller Geltung kommt, oder daß er, was wichtiger ist, durch irgend einen gleichzeitig vorhandenen Vorteil kompensiert wird. Daß unsre Enten bei der Sommermauser plötzlich alle Schwungfedern verlieren und dann vorübergehend nicht fliegen können, ist entschieden ein Nachteil; er wird aber aufgehoben dadurch, daß die Weibchen dauernd eine Schutzfärbung besitzen und die Männchen sie kurz vor dieser Mauserung annehmen.

Experimentelle Prüfungen, ob gewisse Variationen Selectionswert haben oder nicht, fehlen zurzeit fast völlig, und doch lassen sie sich leicht ausführen, wenn man die Variabilität eben ausgeschlüpfter oder geborener Tiere mit der Variabilität solcher Individuen vergleicht, welche dem Kampf ums Dasein schon eine Zeitlang ausgesetzt waren. Dazu sind natürlich nur Merkmale geeignet, welche während des Lebens sich nicht verändern. Kellogg und Bell (1904) haben eine solche Untersuchung ausgeführt für das Flügelgeäder und die Zahl der Hinterflügelhäkchen der Bienen, ohne aber selectionswertige Variationen zu finden. Die Variabilität war auf beiden Altersstufen die gleiche. Die Arbeiten von Weldon, Bumpus und andern werden später besprochen werden (Einwand IX).

Der oben erwähnte Einwand, daß die Anfangsstadien nützlicher Organe keinen Selectionswert besitzen, wird nun durch folgende Erwägungen wenigstens für eine große Zahl von Beispielen hinfällig.

I. Erstens ist es klar, daß eine Beurteilung der Frage, ob eine unbedeutende Variation der Struktur oder der physiologischen Leistung (Drüsensecretion, Reizbarkeit u. dgl.) von vitaler Bedeutung ist oder nicht, erst möglich ist nach genauester Erkenntnis aller biologischen und physiologischen Wechselbeziehungen der betreffenden Art. Die Schilddrüse, die Thymus und die Nebennieren galten früher als rudimentäre und indifferente Organe, während sie nach neueren Forschungen durch »innere Secretion«, d. h. durch Erzeugung von Stoffen, welche dem Blute beigemischt werden, eine wichtige Rolle spielen, so daß

Digitized by Google

ihre Erkrankung oder Entfernung sehr bedenkliche »Ausfallerscheinungen« veranlaßt. Die Schilddrüse liefert das jodhaltige Thyreoglobulin (Thyrojodin), durch dessen Ausfall beim Menschen das vielgestaltige Krankheitsbild des Myxödems (tiefe geistige Depression; ungeschickte Bewegung und Sprache; trockene, verdickte und schuppige Haut; Ausfall der Haare; Fettansatz u. a.) hervorgerufen wird. Schwund oder Verlust dieser Drüse im Kindesalter bewirkt ferner bei Mensch und Tier stets Zwergwuchs und Ausbleiben der sexuellen Reife. Die Nebennieren der Säuger erzeugen das Adrenalin, welches den Gefäßtonus beeinflußt, und die Thymus scheint für die Entwicklung des Kindes von Bedeutung zu sein. (Näheres über diese Verhältnisse bei Magnus-Levy, 1906.) — Die Landschnecken besitzen bald eine etwas dickere, bald eine dünnere Schale, und man könnte leicht glauben, daß diese manchmal nur in Bruchteilen von Millimetern sich zeigenden Unterschiede für das Gedeihen der Tiere belanglos wären. Die Beobachtung lehrt jedoch, daß alle Heliceen, welche auf sonnigen, trockenen Gebieten leben (Gattung *Leucochroa* und bei *Helix* die Gruppen *Xerophila*, *Zebrina*, *Ataxus*, *Mesembrinus*), eine größere Schalendicke und kreideweiße Farbe aufweisen. Dieselben Unterschiede kehren auf den Bahama-Inseln bei den zahlreichen Arten der Gattung *Cerion* wieder, so daß auf den östlichen Inseln, welche wahrscheinlich etwas regenreicher sind, die dünnschaligen und glatten Formen, auf den westlichen die dickschaligen und gerippten überwiegen (s. Plate, 1907 und Fig. 23). Obwohl Schnecken auf feuchtem Terrain besser gedeihen wie auf trockenem und daher auf jenem mehr Kalk produzieren sollten, ist doch das umgekehrte Verhalten die Regel und beweist uns, daß hier Anpassungen vorliegen. Je dicker die Schale, desto kühler bleibt der Körper, wie auch wir Menschen uns an heißen Sommertagen lieber in einem dickwandigen kühlen, als in einem dünnwandigen warmen Steingebäude aufhalten. — Wenn der Argusfasan vor dem Weibchen umherstolziert und sein wundervolles Rad schlägt, so vernimmt man von Zeit zu Zeit ein stark raschelndes Geräusch, ähnlich wie beim Truthahn. Dieses wird dadurch hervorgerufen, daß die langen Schwungfedern aneinander gerieben werden. Äußerlich fällt an diesen Federn zunächst nichts auf außer ihrer prachtvollen Augenreihe. Bei genauem Zusehen zeigt es sich jedoch, daß die Seitenäste erster Ordnung etwas vorragen, und diese unbedeutende, kaum merkliche Rauhigkeit genügt, um jenes charakteristische Balzgeräusch hervorzurufen. — Die Ohrwürmer (*Forficula*) besitzen am Hinterende des Abdomens eine eigentümliche Zange (Fig. 19),

Digitized by Google

welche aber so schwach ist, daß sie als Verteidigungswaffe kaum in Betracht kommt. Trotzdem ist sie nicht bedeutungslos, sondern hat die merkwürdige Funktion, die zu einem Paket unter den winzigen Vorderflügeln zusammengefalteten Hinterflügel hervorzuziehen, wenn das Tier sich in die Luft erheben will, und außerdem wird sie nach Paehler (Naturw. Wochensch. II, Nr. 29) infolge ihrer Formverschiedenheit bei Männchen und Weibchen auch zum Erkennen der Geschlechter verwandt. Die Arbeiterin der Honigbiene besitzt an ihrem ersten Tarsalglied der Hinterbeine einen kleinen dornartigen Vorsprung, dessen Nutzen am lebenden Tier beobachtet werden kann; er wird gegen die Schiene bewegt und bildet mit ihr zusammen eine Zange zum Erfassen der Wachslamellen (Fig. 18). Solcher Beispiele ließen sich noch viele erbringen, um zu beweisen, daß die aller-

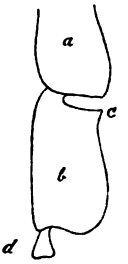


Fig. 18. Honigbiene, Arbeiterin. Kontur von Tibia (*a*) und erstem Tarsalglied (*b*) des Hinterbeines, *c* Dorn der Wachszange. Nach v. Buttel, Apistica 1906, S. 158.

Fig. 19. Ohrwurm, *Forficula auricularia*, nach Cuvier.

sorgfältigste Prüfung der physiologischen und biologischen Beziehungen erforderlich ist, ehe ein Organ oder eine Struktur als indifferent angesehen werden darf. Darwin pflegt sich immer sehr vorsichtig auszudrücken, aber in bezug auf diesen Punkt schreibt er mit drastischer Deutlichkeit (Var. II, S. 403): »es ist schwer, unsre Unwissenheit von dem Gebrauch verschiedener Teile der Organisation zu überschätzen.« (Vgl. hierzu auch S. 28 und 59.)

II. Treten wir nun vorsichtig prüfend und abwägend an das ungeheuere Gebiet der Variabilität heran, so stoßen wir immer wieder auf **Fälle,** in denen wir annehmen müssen, **daß selbst kleine Differenzen,** wie solche bei den Individuen einer Art täglich zu beobachten sind, **Selectionswert besitzen.** Solche Unterschiede können sich zeigen:

a) in der Leistungsfähigkeit der aktiven und passiven Organe (Muskeln, Sinnesorgane, Verdauungsorgane, Schutzfärbung, Giftdrüsen usw.);

Digitized by Google

b. in der konstitutionellen Widerstandskraft gegen Gefahren aller Art (Nahrungsmangel, Temperaturschwankungen), besonders gegen Erkrankungen und Parasiten;

c. in der Vermehrungsziffer.

Ad a. Man darf nie vergessen, daß für Tiere wie für den Menschen der Kampf ums Dasein sich in Krisen abspielt; auf Perioden der Ruhe und des sorglosen Lebensgenusses folgen plötzlich Momente oder Zeiten höchster Gefahr, in denen die größten Anforderungen an die Schärfe der Sinnesorgane, die Muskelkraft und die Stärke der Konstitution gestellt werden, wobei kleine Unterschiede physischer und intellektueller Art entscheidend sein können. Sie sind bei den Tieren und Pflanzen um so wichtiger, als diese sich in Zeiten der Not und Erkrankung nicht gegenseitig unterstützen, sondern die ersteren häufig genug übereinander herfallen, so daß jedes Individuum in jedem Moment seines Lebens gewappnet sein muß, allein sich im Daseinskampfe zu behaupten. Bei der Giraffe kann in Zeiten von Dürre ein geringer Unterschied in der Halslänge über Leben und Tod entscheiden. Ebenso kann bei Bienen die Verlängerung des Rüssels um einen Millimeter die Tiere befähigen, Blüten auszunutzen, die ihnen wegen der Länge der Kelchröhre bis dahin verschlossen waren, wie z. B. unsre *Apis mellifica* den roten Klee nur in sehr trockenen Jahren befliegen kann, wenn die Blüten kurz bleiben. Bei entstehender Schutzfärbung[1]) und Mimikry muß jeder kleine Fortschritt von ausschlaggebender Bedeutung sein, indem die verfolgende Art im Laufe der Generationen bis zu einer gewissen Grenze hin immer geschickter wird im Auffinden des Beutetieres, und dieses sich nur durch gesteigerte Anpassung erhalten kann. Das gleiche gilt für viele Sinnesorgane, soweit von deren Schärfe die Sicherheit vor Nachstellungen abhängt, und für Verteidigungsmittel der verschiedensten Art. Für die großen Reisen der Zugvögel oder für einen Vogel, der sich, wie etwa unsre Haustauben, durch Höhersteigen vor Raubvögeln schützt, muß jede Vervollkommnung in der Pneumaticität der Knochen von Wert und eventuell von vitaler Bedeutung sein, ebenso wie unsre Radrennfahrer aus Erfahrung wissen, daß bei ihren stundenlangen Rekordfahrten jeder Maschinenteil so leicht wie möglich gebaut sein muß, da die Effekte sich im Laufe der Zeit summieren.

Wer mit biologisch geschultem Blick Natur und Menschenleben betrachtet, der sieht immer und immer wieder kleine Ursachen,

[1]) Vgl. hierzu die im folgenden Kapitel geschilderten Versuche von Cesnola und von Poulton-Saunders.

Digitized by Google

große Wirkungen. Die Zunahme der Unglücksfälle in den Fabriken und auf den Straßen steigt proportional der Alterszunahme, weil Muskelkraft und Schärfe der Sinnesorgane in demselben Maße abnehmen. Für jede Altersklasse ist der Unterschied nur gering, trotzdem fordert er seine Opfer. Wieviel mehr muß bei höheren Tieren jedes Nachlassen in der Bewegungsfähigkeit, der Sehschärfe oder in andern Organen, welche für den Nahrungserwerb hauptsächlich in Betracht kommen, sich rächen, wenn eine Periode der Not eingetreten ist; wenn z. B. unsre Wintervögel Eier und Puppen von Insekten auffinden müssen, obwohl tagelang tiefer Schnee alle Zweige und Baumstämme von oben und von der Windseite her bedeckt; oder wenn die Zahl der Verfolger infolge irgendwelcher günstiger Umstände sich bedeutend vermehrt hat. — Damit ein Tier die Perioden höchster Gefahr zu überstehen und ein Maximum von Kraft während derselben zu entfalten vermag, muß es durch und durch gesund sein und die vollste Harmonie im Zusammenspiel aller einzelnen Organe bekunden. Dabei können kleine Veränderungen nach dieser oder jener Richtung hin das Resultat sofort merklich beeinflussen. Die Gazellen übertreffen alle andern Antilopen an Flüchtigkeit und Sprungkraft, weil der untere Teil der Extremitäten ungemein schlank gebaut ist, und jeder Trainer weiß, daß die Fesselgelenke der Rennpferde sorgfältig gepflegt und schlank gehalten werden müssen, soll das Tier den höchsten Anforderungen genügen. Wie der Hochtourist in den Alpen auf tadelloses Schuhzeug achten muß, da ein einziger Fehltritt unter Umständen den Tod nach sich ziehen kann, so beruht bei Gemsen, Wildziegen und Wildschafen die Flüchtigkeit im Momente höchster Gefahr, wenn z. B. Lämmergeier oder Adler sie verfolgen, auf der Sicherheit des Trittes und diese auf der Schärfe der von dem Rücken und der Sohle des Hufes gebildeten Kante. Dieser scharfe Rand bildet sich, weil die ventrale Hornmasse weicher ist als die dorsale und sich daher leichter abnutzt, ähnlich wie bei Nagetieren die schneidende Kante der Nagezähne dadurch entsteht, daß das weiche Dentin sich schneller abreibt als der harte Schmelz. So können kleine Variationen in den Zellen von vitaler Bedeutung werden. — Das Pancreas des Menschen hat neben seiner Bedeutung als Verdauungsdrüse die Aufgabe, ein inneres Secret zu liefern, welches die Spaltung des in andern Organen, namentlich in den Muskeln, aufgespeicherten Zuckers bewirkt. Daher ruft Zerstörung oder Erkrankung der Bauchspeicheldrüse regelmäßig Zuckerharnruhr (Diabetes) hervor, womit andre korrelative Störungen Hand in Hand gehen. Schon geringe Grade der Erkrankung setzen

Digitized by Google

die Heilkraft der Haut herab, und bei schwereren Fällen schließen sich die Wunden sehr schwer oder gar nicht, so daß selbst geringfügige Operationen vermieden werden müssen. — Die Härchen auf der Bauchseite vieler Schwimmkäfer könnte man leicht für nebensächlich halten. Tatsächlich aber halten sie die Luft fest, welche das Tier unter Wasser verbraucht, und bei *Hydrophilus piceus* sind es die Haare der Fühlerkeule, mit denen dieser Luftvorrat aufgespeichert wird, indem nur der Kopf aus dem Wasser hervortaucht. In ähnlicher Weise steckt der Rückenschwimmer, *Notonecta glauca*, das Hinterleibsende aus dem Wasser heraus und leitet durch zwei flache Rinnen auf der Bauchseite des Abdomens, welche von je zwei Haarreihen überdeckt werden, die Luft zu den thoracalen Atemlöchern, und die Wasserspinne, *Argyroneta aquatica*, sammelt die Luft mit dem weißen Haarpelz des Hinterleibes[1]) und füllt damit ihre zierliche Taucherglocke. — So lehrt die Erfahrung immer wieder, daß die Organismen kritische Perioden zu überstehen haben, in denen die höchste Kraftentfaltung von ihnen verlangt wird. Dabei können die kleinsten Details in der Struktur der Organe von vitaler Bedeutung werden, indem sie entweder direkt die Leistung beeinflussen oder indirekt auf das harmonische Zusammenspiel aller Teile einwirken.

Ad b. Bedeutung der Variationen der Widerstandskraft gegen konstitutionelle Gefahren aller Art (Klimaschwankungen, Erkrankungen, Parasiten). In dem Konkurrenzkampf der Individuen einer Art spielt die Konstitution eine hervorragende Rolle, indem sie das Maß von Hunger und Durst, Frost und Hitze, Trockenheit und Feuchtigkeit bestimmt, welches ohne schädliche Folgen ertragen werden kann. Hierbei müssen kleine morphologische Unterschiede in der Dichte des Haar- oder Federkleides, in der Zahl der Blutgefäße der Haut, in dem Drüsenreichtum derselben und in vielen andern Beziehungen oft von entscheidender Bedeutung sein, wozu die weiter unten aufgeführten Beobachtungen von Bumpus über die Mortalität der Sperlinge während eines Unwetters eine passende Illustration liefern. In jedem strengen Winter gehen bei uns zahlreiche Rehe, Hirsche, Hasen, andre Säugetiere und Vögel zugrunde; nicht leicht konnte daher von Kassowitz (1899, S. 126) ein ungeschickteres Beispiel gewählt werden, um die angebliche Ohnmacht der Zuchtwahl darzutun, als indem er behauptet, diese vermöchte keinen dichten Haarpelz durch Kälte zu züchten. Man denke sich eine Eiszeit herannahen und successive die Winter immer strenger werden, und die

[1]) Wobei die Luft von außen durch Spinnfäden festgehalten wird. Siehe Bail, Naturwiss. Wochenschr. 6, 1907, S. 625—635.

Digitized by Google

Folge muß die Züchtung von Schutzmitteln gegen Kälte sein. Dodel-Port (1877, S. 67) hat darauf hingewiesen, daß mikroskopisch kleine Härchen imstande sein können, Blattläuse von Pflanzen fernzuhalten, und daß geringe Differenzen im specifischen Gewicht darüber zu entscheiden vermögen, ob die Samen einer Wasserpflanze zu Boden sinken und keimen oder nicht. Beim Rotklee zeigen sich umgekehrt die stärker behaarten Sorten besonders empfänglich für den Meltau, so daß Fruwirth (1905, S. 207) den Züchtern den Rat gibt, auf dieses an sich gleichgültige Merkmal zu achten. Die großen Körner des Hafers und andrer Getreidesorten keimen rascher als die kleinen und fallen infolgedessen den Larven der *Oscinis frit* nicht so leicht zum Opfer. Nach de Vries (1906, S. 348) hat sich auf der Svalöfer Saatgutanstalt sogar gezeigt, daß bei Körnern derselben Ähre diese Unterschiede für die Widerstandskraft gegen die Fliege von Bedeutung sind. Die Pflanzenzüchter machen immer wieder die Erfahrung, daß die eine Sorte einer parasitären Infektion leicht, eine andre schwer zum Opfer fällt; diese verträgt Frost gut, jene schlecht; die eine gedeiht gut auf kalkhaltigem Boden, die andre nicht usw. Dabei sind die Sorten sich oft in morphologischer Hinsicht so nahe verwandt, daß sich der Grund für diese Unterschiede nicht ermitteln läßt. Kleine Differenzen in der Dicke und Oberflächenbeschaffenheit der Cuticula oder in der chemischen Zusammensetzung der Körper- und Zellsäfte können vielfach von vitaler Bedeutung werden. Wer allzu skeptisch ist, der erinnere sich der Erfahrungen, die wir selbst immer wieder machen, wie oft die Möglichkeit einer Erkältung oder ernsteren Erkrankung von Zufälligkeiten der Berufsart, der Kleidung, der Hautbeschaffenheit, der Ernährung oder der Umgebung abhängt und wie oft kleine Ursachen große Wirkungen haben können. de Vries (1906, S. 368) erinnert daran, daß panachierte Blätter bei den verschiedensten Kulturpflanzen vorkommen und sich leicht aus Knospen wie aus Samen vermehren lassen. In der freien Natur findet man diese Varietät gelegentlich einmal in einem Exemplare, aber sie vermag sich nie zu halten. »Schon die geringe Unvollkommenheit, daß ein paar Flecken auf einem oder zwei Blättern vorhanden sind, kann ausreichend sein zu ihrem Untergange.« Nun kann eine Pflanze natürlich den Ausfall von zwei Blättern leicht ertragen. Die geringe Panachierung muß also der Ausdruck einer sonst nicht weiter nachweisbaren inneren Anomalie sein, welche die Konstitution untergräbt und das Aussterben bewirkt. Ähnliche Erfahrungen werden häufig gemacht. Fischer (1906) hat gezeigt, daß die Raupen mancher Schmetterlinge außerordentlich unter der »Flacherie« oder Schlaff-

Digitized by Google

sucht leiden, und daß diese Infektionskrankheit namentlich dann eintritt bei gezüchteten Raupen, wenn man das Futter nur einmal täglich wechselt und durch Einstellen in Wasser frisch erhält. Obwohl der Turgor der Blätter hierbei nicht leidet und die Blätter ganz normal aussehen, muß doch eine geringe Veränderung in ihnen eingetreten sein, welche dann den Stoffwechsel der Raupe derartig beeinflußt, daß gewisse Bakterien gedeihen und rapid den Tod der Raupe herbeiführen. Für manche schwere Erkrankungen, z. B. für Otosclerose (fortschreitende Schwerhörigkeit) und für einzelne Gehirn- und Nervenkrankheiten, haben bis jetzt noch keine histologischen oder anatomischen Veränderungen nachgewiesen werden können; diese müssen also in morphologischer Hinsicht äußerst unbedeutend sein. Nägeli hat in seiner Aufsehen erregenden Schrift über die Häufigkeit der Tuberkulose (Virchows Arch. 160) nach einem Material von 500 Leichen gezeigt, daß 97 % sämtlicher Erwachsener Spuren tuberkulöser Prozesse erkennen lassen. Es wird also so gut wie jeder Kulturmensch einmal von dieser Krankheit befallen, und wie oft mögen kleine Differenzen in Körperbau, Lebenshaltung, hygienischer Erziehung, ja selbst im Temperament entscheiden, ob Genesung eintritt oder nicht. Ähnliche Verhältnisse müssen vielfach auch für Tiere gelten. In Afrika beherrscht die Tsetsefliege weite Gebiete, und nur diejenigen Huftiere bleiben verschont, bei denen die Haut eine gewisse Dicke hat, so daß sie nicht vom Rüssel durchbohrt werden kann. So können in diesem Falle wenige Millimeter entscheiden über Sein oder Nichtsein! In Übereinstimmung hiermit machte P. Knuth[1]), welcher in Uruguay das Texasfieber studiert hat, die Erfahrung, daß das im Zeckengebiet der La Plata-Staaten geborene Kreuzungsvieh (»Mestizos«) infolge seiner dünneren Haut und geringeren Widerstandsfähigkeit empfänglicher ist für die Piroplasmen als das grobe Landvieh »Criollos«. — Die drei Arten von Malaria-Erregern liefern ein weiteres Beispiel dafür, daß kleine konstitutionelle Unterschiede eine enorme wirtschaftliche Bedeutung erlangen können. Bekanntlich herrscht das Quartanafieber in Ländern mit kälterem Klima, z. B. in Europa nördlich von den Alpen, während das Tertiana- und Tropicafieber in Südeuropa und namentlich in den Tropen seinen verwüstenden Einfluß ausübt. Der Grund ist, daß die Entwicklung des weniger schädlichen Quartana-Parasiten (*Plasmodium malariae*) in der Mücke nur zwischen den Temperaturgrenzen von 16,5—30° C vor sich geht, während die gefährlichen Arten *Plasmodium vivax* und *Pl. praecox*

[1]) P. Knuth. Experimentelle Studien über das Texasfieber der Rinder. Leipzig, 1905. Dissertation.

Digitized by Google

höhere Temperaturen (18° bis über 30° C) benötigen. Dieser physiologische, auf äußere Merkmale überhaupt nicht zurückführbare Unterschied in der Temperaturempfindlichkeit ist der Grund, weshalb allein in Italien etwa zwei Millionen Menschen jährlich erkranken, während nördlich der Alpen die Seuche keine nennenswerte Rolle spielt. Bestände dieser Unterschied nicht und würde *Pl. praecox* auch bei uns gedeihen, wie in den Tropen, so wären die für die historische Entwicklung so ungemein wichtigen Flußtäler vielleicht auch bei uns kaum bewohnbar, und unsre ganze Kultur stände vermutlich auf einem viel niedrigeren Niveau. — Für die Planctonorganismen ist die Schwebefähigkeit ein unbedingtes Erfordernis, und durch lange Stachel und Fortsätze, Gallerthüllen, wasserhaltiges Bindegewebe, Gasblasen, Fetteinlagerungen und andre Einrichtungen suchen sie der von Temperatur und Salzgehalt abhängenden Dichte des Meerwassers gerecht zu werden. Diese Anpassungen sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, obwohl sie alle »passiv« (s. S. 22) sind. Nahe verwandte Varietäten oder Arten zeigen konstante Unterschiede, je nachdem sie in warmen oder in kälteren, salzreicheren oder salzärmeren Meeresströmungen leben, und obwohl sie oft nur unbedeutend sind, müssen sie doch von vitaler Bedeutung sein, da sie regelmäßig beobachtet werden. So sind z. B. die Eier von Dorsch, Flunder, Kliesche und Sprott in der Ostsee immer etwas größer als in der Nordsee, weil sie nur durch größeren Wassergehalt sich in dem salzärmeren Ostseewasser schwebend erhalten können. Wie Strodtmann (Mitteil. Deutsch. Seefischereiverein. 22. 1906, S. 373) gezeigt hat, erfolgt die Vergrößerung der Eier schon im Ovarium und beruht auf einer etwas andern chemischen Zusammensetzung der Ovarialflüssigkeit, mithin auf sehr geringfügigen Rassenunterschieden.

Ad c. Variationen in der Fruchtbarkeit. Dieser Punkt ist von der größten Wichtigkeit, wird aber immer wieder von den gedankenlosen Gegnern des Selectionsprinzips vergessen. Für ein viel verfolgtes Tier wird jede Zunahme in der Zahl der Eier oder jede Verbesserung in der Brutpflege Selectionswert besitzen, d. h. im Laufe einiger Generationen dieser Varietät das numerische Übergewicht und schließlich die Alleinherrschaft sichern, woraus sich die merkwürdigen Fälle von Brutpflege (z. B. *Pipa dorsigera*) erklären. Bei Parasiten, welche einen durch ein- oder mehrfachen Wirtswechsel komplizierten Entwicklungsgang durchmachen, wird jede Vermehrung der Reproduktionskraft die Chancen für die Ausbreitung begünstigen und einer nach dieser Richtung hin nur ein wenig bevorzugten Varietät im Laufe der Generationen zum Siege verhelfen, weshalb denn auch

Digitized by Google

z. B. die Cestoden, Distomen, Sacculinen und Sporozoen (eine Malaria-Oocyste vermag günstigenfalls bis zu 10000 Sporozoiten zu erzeugen) eine erstaunliche Menge von Nachkommen produzieren. Viele Forscher scheinen immer wieder zu vergessen, daß alle diejenigen kleinen Vorteile, welche direkt oder indirekt eine Erhöhung der Fruchtbarkeit zur Folge haben, die so groß ist, daß sie durch Kreuzung nicht vollständig aufgehoben werden kann, im Laufe von Generationen Selectionswert erlangen müssen. Der betreffende Vorteil einer Varietät braucht nicht sofort über Leben und Tod zu entscheiden, sondern es genügt, wenn langsam die Zahl der Individuen der Varietät zunimmt und diejenige der Stammform abnimmt. Bedenkt man, wie variabel die Zeugungskraft der Individuen einer Species zu sein pflegt und wie sehr sie manchmal von geringfügigen äußeren Faktoren aller Art in günstigem oder ungünstigem Sinne beeinflußt werden kann, und wie viele Momente fördernd oder störend auf die Entwicklung des befruchteten Eies bis zum geschlechtsreifen Tier einwirken, so wird einem klar, wie vorsichtig man sein muß bei der Beantwortung der Frage, ob irgend ein Merkmal Selectionswert hat oder nicht. Kleine Änderungen im Gebiß, in der Wahl der Nahrung, in der Lebensweise, ja sogar in der Brutpflege und in andern Instinkten — also in Merkmalen, die morphologisch nicht zum Ausdruck kommen — können auf die Zahl der Nachkommen erheblich einwirken und dadurch Selectionswert erlangen. Ich verweise hier noch auf E. v. Hartmann, welcher (1875, S. 77) richtig erkannt hat, daß Eigenschaften, welche die Zeugungskraft erhöhen, zur Selection führen müssen, der aber nicht betont, wie wichtig dieser Punkt für die Beurteilung des Selectionswertes eines Charakters ist.

Um das Überleben der fruchtbarsten Varietät zu bezeichnen, sind verschiedene Ausdrücke vorgeschlagen worden: K. Pearson (1897, 1900) spricht von »reproductive selection«, Gulick (1905, S. 90 u. App. II) von »fecundal selection« und »fecundal transformation«, endlich v. Ehrenfels (1903, S. 86) von »fekundativer Auslese«. Am besten ist die Bezeichnung von Pearson, denn es kommt nicht bloß auf die Befruchtung an, sondern auf alle möglichen andern Einrichtungen zum Schutz des Embryos und des jungen Tieres — Eischalen, Form und Färbung der Eier, Austrocknungsfähigkeit derselben, Laich, Brutpflege, Placenta, Milchdrüsen, Schutzfarben der Mutter und Jungen u. a.; denn maßgebend ist nicht die Zahl der Eier, sondern nur, wie viele Individuen es bis zum geschlechtsreifen Alter bringen. Ich kann aus diesem ungeheueren Gebiete nur einige Beispiele herausgreifen, um zu zeigen, daß kleine Variationen über Sein oder Nichtsein entscheiden können. Zunächst sei auf Darwin,

Digitized by Google

Var. II, Kap. 18, S. 170 ff. hingewiesen, welcher viele Arten aufzählt, deren Fruchtbarkeit durch veränderte Lebensbedingungen herabgesetzt oder aufgehoben wurde, namentlich durch Gefangenschaft, obwohl die betreffenden Tiere (Elefant) in derselben ein hohes Alter erreichen und keine Krankheitssymptome zeigen. Ebenso führt zu nahe Verwandtschaft (Inzucht) bei höheren Tieren fast immer zu Unfruchtbarkeit. Pictet (Arch. sc. phys. et nat. [IV], 14, 1902, p. 537—40) beobachtete, daß die mit Nußbaumblättern gefütterten Raupen von *Ocneria dispar* kleinere und heller gefärbte Schmetterlinge liefern, deren Fruchtbarkeit sehr herabgesetzt ist. In den Mitteilungen des deutschen Seefischerei-Vereins (19. 1903, S. 197) wird berichtet, daß die in Südrußland in Teichen gehaltenen Störe zwar vortrefflich gedeihen, aber sich nicht vermehren, weil sie hierzu fließendes Wasser nötig haben. Dasselbe gilt für den Sterlet, dessen Geschlechtsorgane sich bei einem Aufenthalt in Teichen wenig oder gar nicht entwickeln. Hofer (Allgemeine Fischereizeitung 1903, S. 276/77) weist auf die große Empfindlichkeit des Genitalapparates der Salmoniden hin. Alle Vertreter dieser Familie stellen schon wochenlang vor der Laichzeit die Nahrungsaufnahme vollständig ein, damit das Blut nicht mehr den Darm ernährt, sondern die aufgespeicherten Reservestoffe nur dem Eierstocke zuführt. Werden Regenbogenforellen bis kurz vor der Laichzeit, wenngleich nur sehr mäßig, gefüttert, so sind die abgesetzten Eier nicht befruchtungsfähig. Sie bilden sich durch eine solche unzeitige Fütterung zurück, indem sie eine Flüssigkeit abgeben, welche sich in der Leibeshöhle ansammelt. Regenbogenforellen haben in einigen Fällen kein befruchtungsfähiges Sperma gebildet, weil sie in Karpfenteichen ohne Durchfluß gehalten wurden. »Werden laichreife Huchen (*Salmo hucho*)-Männchen auch nur etwa eine Woche lang in engen Behältern, selbst in demselben fließenden Wasser eingesperrt, in welchem sie gefangen sind, so macht man die Beobachtung, daß das Sperma derselben sich rückbildet, es verliert seine rahmartige Konsistenz, wird bläulich wässerig, und die Spermatozoen bekommen auf Wasserzusatz keine Bewegungsfähigkeit mehr, kurz: das Sperma wird völlig ungeeignet zur Befruchtung. . . . Auch die Aeschen (*Thymallus vulgaris*) sind in ihren Geschlechtsprodukten überaus empfindlich gegen unnatürlichen Aufenthalt. Es ist z. B. nicht möglich, Aeschen in Teichen zur Laichreife zu bringen, auch wenn man sie nur ganz kurze Zeit vor ihrer Laichreife in dieselben einsetzt. Wer Aeschen in der Gefangenschaft laichreif machen will, muß dieselben in abgesperrte Bachteile bringen, welche von einem starken Wasserstrom durchflutet sind.« Die Empfindlichkeit des Genitalsystems läßt

Digitized by Google

sich in einer andern Form am Helgoländer Hummer gut beobachten. Die Fischer halten eine größere Anzahl derselben in durchlöcherten Kästen, welche frei im Meere verankert werden. Damit die Tiere sich nicht zu sehr stören, werden ihnen die Scheren zusammengebunden. Sie setzen in diesen Behältern nie ihre Eier ab, weil sie kein ruhiges Plätzchen finden, um sich auf den Rücken zu legen. Die Folge ist, daß die schwärzlichen Dottermassen der Eier vom Blut resorbiert werden und der Farbstoff sich bald hier, bald dort in der Haut als schwarze Flecken abscheidet. Herbst (1906, S. 183) fand, daß bei künstlichen Bastardierungen zweier Seeigel (*Sphaerechinus*-Eier mit *Strongylocentrotus*-Samen) ein geringer Zusatz von NaOH zum Seewasser die Zahl der befruchteten Eier erhöht, daß jedoch große Vorsicht in der Verwendung dieses Mittels geboten ist, da bei 20 ccm Seewasser 1—2 Tropfen einer $^1/_{10}$ n NaOH günstig wirkten, während drei und mehr Tropfen schadeten. — In dieses Kapitel gehören auch alle Einrichtungen, welche die sexuelle Erregung der Weibchen und damit ihre Befruchtung begünstigen. In dem Abschnitt über »sexuelle Zuchtwahl« werde ich eine Übersicht geben über die verschiedenen hierbei verwandten Mittel, von denen einige durch die unscheinbarsten Strukturen zustande kommen. So ist der Schillerglanz vieler männlicher Vögel (Schwanz des Pfaues), Schmetterlinge und der Sapphirinen gewiß dazu angetan, tiefen Eindruck auf das Auge zu machen, und trotzdem wird er nicht hervorgerufen durch ein besonderes Pigment, sondern durch winzig kleine, nur mit dem Mikroskop nachweisbare Strukturverhältnisse.

III. Drittens besitzen wir eine Anzahl von **Hilfsprinzipien**, nach denen ein anfangs indifferentes Merkmal sich allmählich umgestalten und schließlich selectionswertig werden oder bei veränderter Lebensweise diese Bedeutung plötzlich erlangen kann.

a) Ein Organ kann durch **Korrelation**, d. h. durch unbekannte Wachstumsgesetze, derartig mit einem andern nützlichen Organ verbunden sein, daß es sich in ähnlichem Maße vervollkommnet, wie dieses durch Selection gesteigert wird. Alle Organe eines Tieres stehen untereinander in Wechselwirkung. Wie innig dies Abhängigkeitsverhältnis ist, davon überzeugt man sich am leichtesten an sich selbst bei Erkrankungen: eine Verstopfung erzeugt Kopfweh, ein leichter Darmkatarrh verändert die Beschaffenheit des Urins und dergleichen. Die Schwangerschaft ruft häufig Störungen aller möglichen andern Organe hervor und bewirkt eine korrelative Vergrößerung der Brustdrüsen, und beim Weibe lassen sich durch

Digitized by Google

künstliches Emporziehen der Brustwarzen sogar Wehen hervorrufen. Es sei hier auch an die oben (S. 80) erwähnten Beziehungen der Schilddrüse zu andern Organen erinnert. Die Korrelation kann, wie die sekundären Geschlechtscharaktere erkennen lassen, eine so innige werden, daß ihre Entstehung und Ausbildung direkt abhängt von bestimmten Stadien der betreffenden Organe. Sind Bildungen korrelativ hervorgerufen und auf eine gewisse Höhe gehoben worden, so können sie Selectionswert erlangen und von nun an durch Zuchtwahl gesteigert werden. Wie Darwin (Var. II, S. 467) hervorhebt, hat der Mensch dadurch, daß er den Kamm der Hühner durch Zuchtwahl vergrößerte, dem Schädel Knochenleisten und Vorsprünge gegeben; »dadurch, daß er die äußere Form der Kropftaube beachtete, hat er die Größe des Oesophagus enorm vermehrt, hat die Zahl der Rippen vergrößert und ihnen eine größere Breite gegeben. Dadurch, daß er bei der Botentaube durch stetige Wahl die Fleischlappen am Oberkiefer vergrößerte, hat er die Form des Unterkiefers bedeutend modifiziert, und so in vielen andern Fällen«. Da die Intelligenz des Menschen im allgemeinen von der Größe des Gehirns abhängt und letztere die Größe des Schädels bedingt, so hat sich die niedrige Stirn des *Pithecanthropus erectus* in die etwas höhere des *Homo primigenius* vom Neandertal und von Spy verwandelt und diese in die jetzige Form. Wie Röse (1906) in einer interessanten Arbeit gezeigt hat, erhalten die Schulkinder mit dem größten Kopfumfang durchschnittlich die besten Zeugnisse, so daß auch gegenwärtig jene Korrelation noch besteht und bei den Kulturvölkern langsam zu einer Vergrößerung des Schädels führen muß. Von der Schädelform hängen wieder andre Verhältnisse korrelativ ab; so haben, wie Röse nachweist, Breitgesichter ganz allgemein bessere Zähne als Langgesichter, was so weit geht, daß von 6034 deutschen Soldaten die längsten Gesichter »beinahe doppelt so viele schlechte Zähne wie die breitesten« haben. »Je weniger der Kulturmensch sein Gebiß in ausgiebiger Kautätigkeit übt, um so mehr entarten die Kaumuskeln, um so schmäler wird das Gesicht, um so enger sind Gaumen und Unterkiefer, um so häufiger erkranken die Zähne.« Bei den noch unter der Herrschaft der natürlichen Zuchtwahl stehenden primitiven Menschenrassen werden daher schmale Schädelformen sich nicht entwickeln können, falls auch für sie diese Korrelation gilt.

Beim Fadenmolch (*Molge paradoxa* ♂) treten zur Brunstzeit Schwimmhäute zwischen den Hinterzehen auf und erhöhen die Beweglichkeit, und wahrscheinlich wirken der verbreiterte Schwanz und der Rückenkamm der übrigen Molche ebenso. Die Sporen der

Digitized by Google

Hähne und die Geweihe der Hirsche sind wohl zuerst durch einen von den Hoden ausgehenden Reiz erzeugt worden, später aber durch geschlechtliche Zuchtwahl und natürliche Selection (da sie auch als Verteidigungswaffen gegen andre Arten dienen) weiter differenziert worden. Die Flughaut der Flugbeutler, fliegenden Eichhörnchen, des *Galeopithecus*, der Chiropteren und des *Draco volans* erklärt sich dadurch, daß bei den von Ast zu Ast springenden Vorfahren dieser Tiere durch das Ausstrecken der Arme ein Reiz auf die Haut an den Seiten des Körpers ausgeübt wurde, der zur Bildung einer Falte führte. Indem dieser Reiz durch Generationen hindurch andauerte und sich steigerte in dem Maße, als die Tiere selbst sich an diese Lebensweise mehr und mehr anpaßten, wurde die Falte allmählich größer und größer, bis sie schließlich als Fallschirm zu funktionieren vermochte. Von dem Moment an, wo sie in dieser Eigenschaft selectionswertig wurde, erfolgte die Weiterentwicklung erheblich rascher und bis zu weit höherem Grade als durch korrelativen Reiz allein möglich gewesen wäre. Weiter unten (siehe Register) folgen die Weldonschen Versuche, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Abnahme der Stirnbreite bei *Carcinus maenas* ♂ unter gewissen Bedingungen in Korrelation steht mit dem Atmungsvermögen. In meiner Chitonenarbeit (Teil C, S. 512) habe ich gezeigt, daß sich für fast alle Organe aus der vergleichenden Anatomie phyletische Entwicklungsreihen ergeben, wobei die niederen Stadien bei den kleineren, die höheren bei den größeren Arten angetroffen werden. Es besteht eine innige Korrelation zwischen Körpergröße und Organisationshöhe bei den Chitonen, was so zu verstehen ist, daß größere Tiere stärker und daher im allgemeinen im Kampfe ums Dasein günstiger gestellt sind. Sie verdrängen die kleineren Artgenossen, falls mit der Größenzunahme eine Verbesserung der Organisation Hand in Hand geht, denn ein größerer Organismus verlangt leistungsfähigere Organe für die Verdauung, Atmung und andre Funktionen als ein kleiner. So sehen wir, daß bei den Chitonen mit wachsender Körpergröße die Zahl der Kiemen ansteigt, der Darm länger und die Nieren komplizierter werden. Wie diese Harmonie der Veränderungen verschiedener Organe, diese Coaptation, zu erklären ist, wird beim nächsten Einwand besprochen werden. Hier sei nur betont, daß die Selection dazu beitragen wird, daß die passenden Korrelationen erhalten bleiben, und so wird sie selbst zur indirekten Ursache solcher Wechselbeziehungen in vielen Fällen. Ist das richtige korrelative Verhältnis bestimmter Organe erst einmal angebahnt, so genügt es, wenn die Selection nur ein Organ berücksichtigt; die Korrelate werden

Digitized by Google

sich dann von selbst entsprechend verändern. Ähnliche Erwägungen haben Crampton (1905) dazu geführt, von einem besonderen »Prinzip der korrelativen Basis für die Selection« zu sprechen.

Korrelationen zwischen den Organen derselben Art sind nicht unauflösbar. Gerade die neueren Kreuzungsexperimente zwischen verschiedenen Rassen (siehe z. B. Davenport 1906) haben gezeigt, daß die Merkmale einer Rasse fast immer auf eine andre sich übertragen und in der zweiten Bastardgeneration die Charaktere beider Rassen sich beliebig kombinieren lassen. Das ändert aber nichts an der Tatsache, daß innerhalb einer Rasse diese Verknüpfungen sehr fest zu sein pflegen. Weiter sind viele Beispiele bekannt, daß die Teile eines Organs in ihrer Ontogenie ganz unabhängig voneinander sind, obwohl sie sich sicherlich in der Phylogenie zusammen und in gegenseitiger Abhängigkeit ausgebildet haben. Bei den Wirbeltieren hängen die Muskeln von den Nerven ab und können sich nicht phyletisch weiter entwickeln, ohne daß die Nerven sich verändern. Trotzdem besteht diese Korrelation in der Ontogenie nicht mehr beim Frosch, denn Harrison konnte bei Kaulquappen die Rückenmarksnerven durchschneiden, ehe sie sich mit den Muskelanlagen verbunden hatten, ohne daß die normale Entwicklung der Muskeln dadurch aufgehoben wurde. Selbst die ganze Hinterextremität kann sich ohne Zusammenhang mit dem centralen Nervensystem normal entwickeln. Die ursprünglich vorhandene Korrelation ist also aufgehoben und durch den Vererbungsmechanismus ersetzt worden.

b) **Das Prinzip des Funktionswechsels,** das von Dohrn (1875, S. 60ff.) zuerst näher durchgeführt worden ist: ein Organ kann im Dienste einer bestimmten Funktion durch Selection oder durch Übung auf eine gewisse Höhe gehoben worden sein. Gleichzeitig kann sich damit eine zweite Funktion entwickelt haben (Funktionserweiterung), in dem irgendwelche Besonderheiten der Lage, des Baues oder der Bewegungsweise eine Verwertung nach einer neuen Richtung hin zuließen. Diese Nebenfunktion war anfangs von keiner, oder nur von geringer Bedeutung. Ändern sich die Lebensverhältnisse und stellt der Kampf ums Dasein neue Ansprüche, so können sie plötzlich Selectionswert erlangen. So treten sehr oft die Extremitäten der Krebse in den Dienst der Atmung, Begattung und Brutpflege, wobei ihre ursprüngliche locomotorische Funktion unverändert fortbestehen kann oder mehr und mehr zugunsten der neuen Aufgabe zurücktritt. In der Nordsee lebt eine interessante Krabbe, *Corystes cassivelaunus* Leach., welche sich tief in den Sand eingräbt und dann die großen Fühler nicht zum Tasten, sondern durch Aneinander-

Digitized by Google

lagerung als Röhre zum Herbeileiten des Atemwassers braucht. Die Brustflosse der Knurrhähne (*Trigla*) hat drei Strahlen abgegliedert, welche wie Beine zum Gehen dienen (Fig. 20), und die

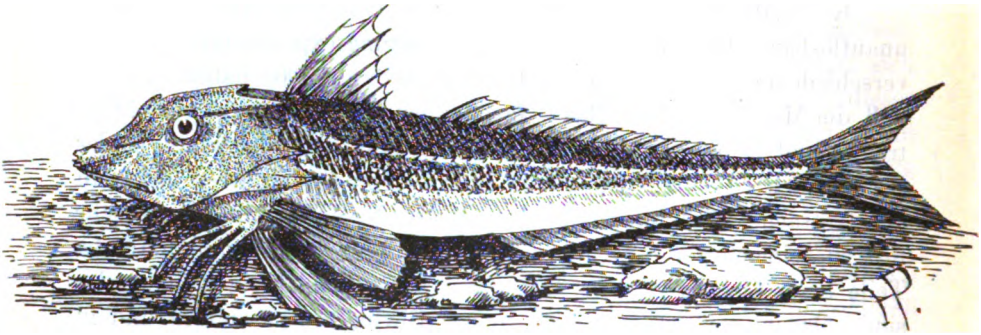


Fig. 20. *Trigla gurnardus*, grauer Knurrhahn. $^1/_3$ natürl. Größe. (Original.)

Ohrmuscheln vieler Fledermäuse dienen nicht nur zum Auffangen der Schallwellen, sondern durch Entwicklung nervenreicher Vorsprünge und Aufsätze fühlen sie im Fluge die Nähe fester Gegen-

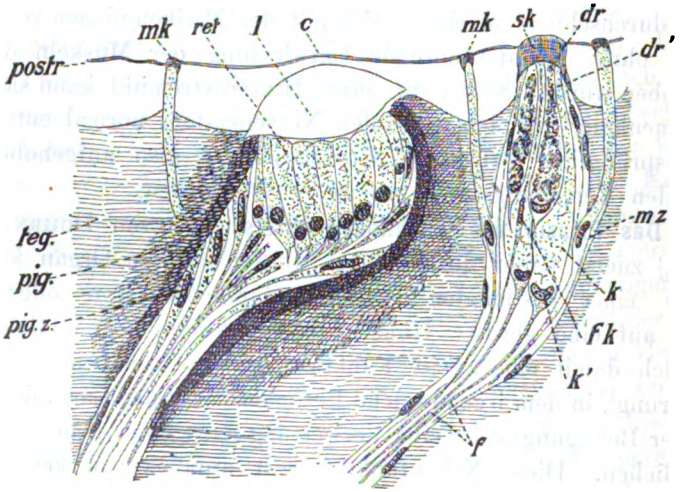


Fig. 21. Auge und Ästhet aus der Schale einer Käferschnecke, *Tonicia fastigiata*. *sk* Kappe des großen, *mk* des kleinen Ästheten. An dem Auge ist diese Kappe zur Linse *l* geworden. *fk* und *mz* Sinneszellen der Ästheten, welchen im Auge die Retinazellen *ret* entsprechen. *dr*, *dr'* und *k* Drüsenzellen mit dem Kern *k'*, welche sich in die Fasern *f* des Faserstranges fortsetzen. *pig. z* Pigmentzellen, welche Pigment (*pig.*) in die umgebende Schalenmasse (*teg*) absondern. *postr* Hornschicht der Schale. *c* Cuticula, äußerste Lage der Hornschicht. (Nach Plate, Chitonen I, Tafel 11, Fig. 121.)

stände, während die Ohrmuscheln vieler Huftiere im Nebenamte als Fliegenwedel dienen und die Insekten von den Augen scheuchen. — In vielen Fällen wird nun unter dem Zwange veränderter Lebensweise die sekundäre Funktion allmählich zur Hauptaufgabe, d. h. es er-

Digitized by Google

folgt ein Funktionswechsel, welcher den physiologischen Charakter des betreffenden Organs vollständig verändert. Eine solche tiefgreifende Änderung könnte nicht verhältnismäßig rasch eintreten, wenn sie sich nicht langsam angebahnt hätte. So haben sich, um einige Beispiele anzuführen, Gehörorgane meist aus Statocysten entwickelt, aus der ersten Kiemenspalte ist der Gehörgang der Landwirbeltiere hervorgegangen; die Schwimmblase wurde zur Lunge; die Flügel der Pinguine haben sich in Ruderflossen verwandelt; aus den Ästheten (Fig. 21) der Chitonen (Fig. 22) sind Schalenaugen geworden; die Kiemen der Larve von *Salamandra atra* sind durch die intrauterine Entwicklung gezwungen worden, Nahrungsdotter aufzusaugen; die Cloakendrüsen der weiblichen Urodelen dienen als Receptaculum seminis; und beim »fliegenden Frosch« (*Rhacophorus reinwardti*) funktioniert die Schwimmhaut beim Springen von Ast zu Ast als Fallschirm (weitere Beispiele bei Jacobi, 1906).

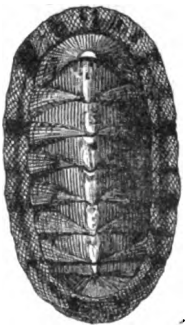


Fig. 22. Käferschnecke, *Chiton squamosus*.

c) Durch Wechsel der Existenzbedingungen oder der Lebensweise können zufällig entstandene **indifferente Merkmale** eines Organs, welche in keinem Zusammenhange stehen mit dessen Funktion, **plötzlich selectionswertig** werden. Bei den Reptilien und Vögeln sind die Schädelnähte sicherlich ohne Bedeutung für das Auskrichen aus dem Ei, bei den viviparen Säugern aber können sie als Anpassungen an das Passieren des Beckens während der Geburt von größter Wichtigkeit sein. *Lacerta vivipara* hat durch die Viviparie bei uns vielleicht keinen Vorsprung vor nahe verwandten Arten voraus, in Skandinavien aber verdankt sie allein diesem Umstande ihre Lebensfähigkeit, weil die Entwicklung der Embryonen dadurch unabhängig wird von der Sonnenwärme, und in den Alpen vermag sie aus diesem Grunde höher als irgend eine andre Eidechse emporzusteigen, nämlich bis zu 2800 m. Die gewöhnlichen Mistkäfer (*Geotrupes*, *Copris*) tragen den Dung mühsam zwischen den Vorderbeinen zur Bruthöhle, während *Sisyphus* und *Scarabaeus* zu »Pillendrehern« geworden sind, indem sie mit langen gebogenen Hinterschienen die Dungkugel rollen. Die Änderung in der Form der Hinterbeine trat vielleicht primär auf und war zuerst bedeutungslos. Als aber das Tier seine Brutpflege änderte, war sofort die Anpassung da. Die Bienen haben sich sehr wahrscheinlich aus Grabwespen entwickelt, indem sie die Brut statt mit Fleisch-

Digitized by Google

nahrung mit Pollen und Honig versorgten. Bei dieser Umwandlung erlangten die bis dahin bedeutungslosen Körperhaare plötzlich als Sammelapparat den höchsten Wert. Die Nektarien waren für die Blüten zuerst vermutlich nutzlos; von dem Moment an, wo die Insekten sie als Nahrungsquelle kennen lernten und unbewußt die Kreuzbefruchtung sicherten, wurden sie von größter Bedeutung und die indirekte Veranlassung zur Entstehung der Farbenpracht der Blumen. Das Loslösen der männlichen Blüten der oben (S. 62) besprochenen Vallisneria spiralis war vermutlich ursprünglich eine völlig bedeutungslose Eigenschaft, da die Befruchtung der noch nicht untergetauchten weiblichen Blüten dadurch weder begünstigt noch erschwert wurde. Von dem Moment ab, wo die Pflanze in tieferes Wasser einwanderte und ihre weiblichen Blütenstiele verlängerte, war sie von vitaler Bedeutung. Die Flora der Koralleninseln weist eine große Anzahl von Arten auf mit schwimmfähigen Samen, ein Umstand, der gewiß sehr häufig für die Pflanzen ohne Wert war, aber in andern Fällen (Sturmfluten, Überschwemmungen) sie vor Untergang bewahrte und ihnen ein sehr großes Verbreitungsgebiet eroberte.

d) Es gibt **Organe von universellem Charakter,** welche nach den verschiedensten Richtungen umgestaltet werden können. So der Schwanz der Säuger in seiner ursprünglichen Form als langes, überall gleichmäßig behaartes Organ, das in einen buschigen Steuerschwanz beim Klettern von Ast zu Ast oder durch Ausbildung einer Endquaste in einen Fliegenwedel oder unter teilweisem Verlust der Haare in einen Greifschwanz, ferner in ein Balanceorgan, ein Stützorgan beim Springen, ein Steuer beim Schwimmen, eine Decke gegen Kälte und Regen (*Myrmecophaga jubata*) oder sonst wie verwandelt werden kann, ohne zuvor erhebliche Veränderungen durchlaufen zu müssen. Die Spaltfüße der Krebse, die Cirren der Anneliden, die Zähne der Säuger bieten Beispiele einer ähnlichen Plasticität und Umbildungsfähigkeit nach den verschiedensten Richtungen hin, wobei auch vielfach die Anfangsstufen von Nutzen waren.

e) Durch **andauernden Gebrauch** können Organe so vervollkommnet werden, daß sie selectionswertig werden. Die Backentaschen vieler Nager, Affen und des Schnabeltieres sind vermutlich durch die Gewohnheit entstanden, die Nahrung in der Mundhöhle aufzuspeichern, um sie dann im sicheren Versteck zu verzehren. Auf den Anfangsstadien konnten sie der betreffenden Varietät, bei der sie entstanden, kaum erheblichen Vorteil gewähren. Später aber konnten sie für viel verfolgte Tiere von vitaler Bedeutung werden, indem sie ihnen die Möglichkeit gewährten, günstige Ernährungsgelegenheiten rasch

Digitized by Google

auszunutzen. Die fliegenden Fische (*Exocoetus*) besitzen eine stark verlängerte untere Schwanzflossenhälfte, um beim Zurückfallen in das Wasser sich durch Hin- und Herschlagen derselben die Kraft zu einem zweiten Sprunge durch die Luft zu geben. Sie vermögen auf diese Weise den Raubfischen, welche ihnen in die Luft nachspringen oder im Wasser nachschwimmen, zu entgehen. Alle spezialisierten Extremitäten der Säuger (Grabschaufel des Maulwurfs, Springfuß des Känguruhs, Pferdefuß [Fig. 39, 40] usw.) sind wohl dadurch entstanden, daß die Gebrauchswirkungen sich bei den verschiedenen Individuen, eventuell auch Rassen, verschieden intensiv äußerten und die Unterschiede allmählich sich so steigerten, daß sie im Kampf ums Dasein entscheidend waren. Es setzt dies natürlich voraus, daß die funktionellen Variationen vererbt werden, wenigstens in geringem Maße. Siehe hierüber Kap. IV, I, A.

Nimmt man den Weismannschen Standpunkt ein, so kann das von Weismann (1894, S. 13) kurz skizzierte, von Baldwin (1896) und Lloyd Morgan weiter ausgeführte und von Osborn (1897) und Gulick (1905, S. 62) befürwortete Prinzip der organischen Selection (organic selection) herangezogen werden, welches besagt, daß eine selectionswertige Eigenschaft entweder von den Individuen einer Art somatogen durch Gebrauch bzw. Reizwirkung erworben oder als blastogene Keimesvariation entstanden sein kann. Nur in dem letzteren Falle geht sie auf die Nachkommen über, und die Folge wird sein, daß im Laufe der Generationen der Prozentsatz der Individuen, bei denen die betreffende Eigenschaft blastogenen Ursprunges ist, immer größer wird und schließlich dominiert. Dann kann es den Anschein erwecken, als ob ein individuell durch Gebrauch erworbener Charakter erblich geworden ist, während in Wahrheit nur eine blastogene Eigenschaft zur Herrschaft gelangt ist, d. h. bei allen Individuen angetroffen wird. Osborn (1897, S. 946) drückt diesen Gedankengang mit folgenden Worten aus: »Die Hypothese, wie sie mir erscheint, ist, kurz gesagt, daß die ontogenetische Anpassung sehr intensiv wirkt, sie ermöglicht Tieren und Pflanzen sehr kritische Wechsel in ihrer Umgebung zu überleben. Auf diese Weise werden alle Individuen einer Rasse ähnlich modifiziert während so langer Zeitperioden, daß congenitale Variationen, welche zufällig mit ontogenetischen adaptiven Modifikationen zusammenfallen, gesammelt werden und in phylogenetische übergehen. Daraus resultiert eine anscheinende, aber nicht wirkliche Übertragung erworbener Eigenschaften.« Lloyd Morgan schreibt: »Eine Anpassung als solche wird nicht vererbt, aber sie ist die Bedingung, unter welcher con-

Digitized by Google

genitale Variationen begünstigt werden und Zeit erhalten, sich des Organismus zu bemächtigen und so in den Stand gesetzt werden, allmählich das Niveau vollständiger Anpassung zu erreichen.«

Baldwin[1]) soll dieses Prinzip zuerst entwickelt haben in der ersten Auflage seines mir nicht zugängigen Buches: Mental Development in the Child and the Race (1895). Später (1896) hat er eine ausführliche Übersicht über die Wirkungsweise desselben gegeben. Er hält (S. 552) die organische Selection für »ein allgemeines Entwicklungsprinzip, welches einen direkten Ersatz für den Lamarck-schen Faktor in den meisten, wenn nicht allen Beispielen bietet« »Der Gebrauch des Wortes ‚organisch' in der Bezeichnung wurde der Tatsache entlehnt, daß der Organismus selbst mitwirkt bei der Bildung der Anpassungen, welche zustande kommen, und auch der Tatsache, daß als Resultat der Organismus selbst ausgelesen wird; denn diejenigen Organismen, welche sich die Anpassungen nicht sichern, gehen zugrunde nach dem Prinzip der natürlichen Zuchtwahl.« Mir scheint diese Bezeichnung nicht glücklich gewählt zu sein. Jede Selection ist organisch, d. h. bezieht sich auf Organismen und operiert mit den in ihnen tätigen Kräften. Ich habe daher dieses Prinzip in der ersten Auflage (1900) dieses Buches »coincidierende Selection« genannt, eine Bezeichnung, welche auch Gulick (1905, S. 61) anwendet, weil das Charakteristische desselben in dem Coincidieren der blastogenen und der individuell erworbenen Eigenschaften besteht. Aus demselben Grunde befürwortete schon vor mir Tayler (1890, S. 122) die Bezeichnung »coincident variability«. Obwohl der Gedankengang vollständig logisch ist, scheint mir die Bedeutung dieses Prinzips doch weit überschätzt worden zu sein. Die neu erscheinenden blastogenen Variationen treten fast immer nur vereinzelt bei wenigen Individuen auf, und es sind zwei Fälle denkbar, je nachdem sie einen kleinen oder großen Fortschritt bedeuten. Im ersten Falle können derartige kleine Vervollkommnungen, wenn der Kampf ums Dasein sie verlangt, und wenn sie überhaupt durch intensive Übung zu erlangen sind, von sämtlichen Individuen, mit Ausnahme einiger krankhafter Exemplare, durch Gebrauch erworben werden und veranlassen dann natürlich keine Auslese mehr. Eine solche ist nur möglich, wenn bloß ein Teil der Tiere sich die betreffende Eigenschaft durch Übung anzueignen vermag, während ein andrer Teil hierzu nicht befähigt ist

[1]) R. M. Pierce macht in Science, N.S. 5, 1897, S. 844, 845 darauf aufmerksam, daß sich derselbe Gedankengang schon bei H. Spencer, Principles of Biology, Vol. 1, S. 454 findet.

Digitized by Google

und dann ausgemerzt wird. Die weitere Folge wird sein, daß die Majorität der Individuen mit der erworbenen Variation sich kreuzt mit der Minorität der blastogenen Varianten, was eine Verschlechterung der betreffenden Keimesvariation zur Folge haben muß. In diesem ersten Falle, welcher der häufigste sein wird, wirkt also dieses Prinzip höchstens schädlich auf die betreffende blastogene Eigenschaft ein. Setzen wir den zweiten Fall, daß die blastogene Variation einen solchen Vorteil gewährt, daß er durch bloße Übung kaum oder nur von sehr wenigen Artgenossen erworben werden kann, so erfolgt eine Auslese: die Majorität der somatogenen Varianten bleibt minderwertig und geht zugrunde, und die Minorität der blastogenen bleibt erhalten; mit andern Worten, es kommt überhaupt nicht oder höchstens in ganz untergeordneter Weise zu einer »coincidierenden« Auslese blastogener und somatogener Varianten, sondern nur zu einer gewöhnlichen Selection von Individuen mit bestimmten angeborenen Charakteren. Steht man also auf dem Boden der Weismannschen Vererbungslehre, so muß man meines Erachtens das »Prinzip der coincidierenden Selection« ablehnen und kann die Auffassung nicht billigen, daß es als »ein allgemeines Entwicklungsgesetz einen direkten Ersatz für den Lamarckschen Faktor in den meisten Fällen« zu bieten vermöge. Man kann nur zugeben, daß die individuelle Anpassungsfähigkeit über Zeiten der Not hinweghilft, daß dieser Vorteil aber den Nachteil involviert, welchen der verwischende Einfluß der Kreuzung auf die kleinen blastogenen Variationen ausübt, wodurch sie daran gehindert werden, sich im Laufe der Generationen zu summieren. Es wird also nur Zeit gewonnen, der wirkliche phyletische Fortschritt aber wird eher verhindert als gefördert.

f) Das Prinzip der **Orthogenese,** d. h. eine durch äußere Faktoren hervorgerufene, somatogene oder blastogene Variationsrichtung wird durch Generationen hindurch beibehalten und führt zu einer allmählichen Vervollkommnung der Variation, wenn die Ursachen derselben andauern, wobei im Sinne Lamarcks die Erblichkeit der somatogenen Abänderungen vorausgesetzt wird. Ich gehe auf dieses, wie mir scheint, sehr wichtige Prinzip, welches zwar keineswegs neu ist, sich aber in den letzten zwei Jahrzehnten viele Anhänger erworben hat, erst später (Kap. IV, II, A) näher ein. Hier sei nur hervorgehoben, welche große Bedeutung es besitzt, um Anfangsstadien von Organen progressiv bis zur Höhe des Selectionswertes umzugestalten. Manche Säuger (Wale, Büffel), welche Zeitlebens oder mit Vorliebe im Wasser sich aufhalten, haben ihr Haarkleid fast völlig verloren oder mindestens stark rückgebildet. Man kann annehmen, daß diese

Digitized by Google

Rückbildung durch den direkten Einfluß des Wassers auf die Haut hervorgerufen wurde und im Laufe der Generationen sich mehr und mehr ausprägte, bis sie schließlich bei den Cetaceen zu einem fast vollständigen Schwunde der Haare führte. Vom Weismannschen Standpunkt aus müßte man zur Begründung der Orthogenese die viel unwahrscheinlichere Annahme machen, daß das Wasserleben das Keimplasma der Eier so modifizierte, daß die Bildung der Haare unterdrückt wurde. In beiden Fällen wird mit der Dauer der bewirkenden Ursache, also im Laufe der Generationen, der Effekt sich allmählich gesteigert haben, und dies ist das für die Orthogenese, wenigstens so wie ich sie auffasse, charakteristische Moment. In ähnlicher Weise erkläre ich mir die Entstehung der Barten der Bartenwale durch irgend einen der äußeren Faktoren, die mit dem Wasserleben verbunden sind. Vielleicht war es der direkte Reiz des Wassers auf die Gaumenschleimhaut, denn wir kennen auch andre Wassertiere mit Hornplatten statt der Zähne (*Siren lacertina*, Sirenen, Schildkröten, *Ornithorhynchus*). Anfangs hatten die Barten wohl ohne Zweifel wegen ihrer geringen Größe keinen Selectionswert. Nehmen wir an, daß die Mysticeten ursprünglich Fischfresser waren, als sie noch Zähne besaßen, so kann man sich vorstellen, daß die Barten von einer gewissen Länge an von Vorteil waren, um die Fische festzuhalten, indem die Zunge dieselben gegen die rauhen unteren Kanten der Barten andrückte, ehe sie heruntergeschluckt wurden. Die Barten wurden von nun an durch Selection weitergezüchtet, womit natürlich nicht gesagt ist, daß damit die akkumulative Wirkung des betreffenden äußeren Faktors fortfiel. Weil die Barten die Funktion der Zähne, d. h. das Festhalten der Fische, übernahmen, konnten jene selbst sich rückbilden. Indem schließlich die Barten eine ansehnliche Größe erreichten und am freien Ende faserig wurden, begannen sie als Seiheapparat zu funktionieren und veranlaßten so allmählich eine Änderung der Ernährungsweise. Hiermit war ein solcher Vorteil verbunden, daß durch Zuchtwahl eine immer weiter fortschreitende Ausbildung der Barten stattfand. Viele andre Organe sind vermutlich orthogenetisch auf die Höhe eines Selectionswertes gehoben worden, ich beschränke mich jedoch darauf, auf die Milchdrüsen der Säuger hinzuweisen, deren Entstehung bei den Vorfahren der recenten Mammalia ich mir durch den Reiz erkläre, welchen die Eier beim Brüten auf die Haut ausübten. Es ist klar, daß das Secret dieser Drüsen anfangs so spärlich geflossen sein muß, daß es die Ernährung der Jungen nicht erheblich beeinflussen und daher auch nicht Selectionswert besitzen konnte. Hing aber der bewirkende

Digitized by Google

Reiz mit dem Brutgeschäft zusammen und wiederholte sich von Generation zu Generation, so konnten die Drüsen allmählich vitale Bedeutung erlangen. Von diesem Moment an übernahm die Selection ihre weitere progressive Entwicklung. Hält man es für wahrscheinlicher, daß die Milchdrüsen durch korrelativen, von den Genitalien ausgehenden Reiz hervorgerufen wurden, so würden sie unter die Rubrik a (S. 90) fallen. In beiden Fällen ist natürlich die Voraussetzung, daß die kleinen individuell durch den Reiz erzielten Fortschritte wenigstens teilweise auf die Nachkommen übergehen.

Gegen eine Orthogenesis in dem hier vertretenen Sinne lassen sich zwei Einwände machen. Erstens könnte es als fraglich hingestellt werden, daß mit der Dauer eines Reizes sich auch seine Wirkung von Generation zu Generation steigere. Hierauf ist zu erwidern, daß die Erfahrungen der Züchter eine solche Auffassung gerechtfertigt erscheinen lassen, indem, wie Darwin verschiedentlich betont, die Wirkungen der Domestikation sowohl in morphologischer Hinsicht als auch in bezug auf das Benehmen sich häufig erst im Laufe einiger Generationen ausprägen. So sagt er (Variieren, Bd. 2, S. 284): »Wir haben gute Beweise dafür, daß der Einfluß veränderter Bedingungen sich häuft, so daß zwei, drei oder mehr Generationen den neuen Bedingungen ausgesetzt werden müssen, bevor irgend eine Wirkung sichtbar wird.« Ferner wissen wir, daß viele Gifte eine sich steigernde Wirkung ausüben, d. h. je häufiger sie einwirken, um so intensiver ist der hervorgebrachte Reiz, indem der Organismus sich nicht daran gewöhnt, sondern immer empfänglicher dafür wird. Hierhin gehört z. B. das Karbol, welches zur Zeit der Herrschaft des Karbolsprays viele Chirurgen im Laufe der Zeit nierenkrank gemacht hat. Das Formol wird in der zoologischen Praxis als 1—4 %ige Lösung gebraucht und in den ersten Monaten in der Regel ohne Beschwerde vertragen. Wird es aber sehr viel benutzt, so daß es durch die Haut oder die Lunge in den Körper gelangt, so führt es nach einiger Zeit zu Vergiftungserscheinungen, die sich meist als Hautekzeme oder kolikartige Magenbeschwerden äußern[1]). Manche Menschen vertragen Alkohol zuerst sehr gut, ist aber einmal die natürliche Widerstandskraft gelähmt, so können sie nichts mehr vertragen. Was für das Einzelleben gilt, trifft vermutlich auch für das Leben von Generationen zu, d. h. auch bei ihnen wird der Reiz-

[1]) Es sei deshalb auf Grund eigner schmerzlicher Erfahrungen gewarnt vor starkem Gebrauch von Formol ohne Vorsichtsmaßregeln, als Benutzung von Pinzetten, Gummihandschuhen, geschlossenen Gefäßen und gehörigem Luftdurchzug.

Digitized by Google

effekt allmählich größer: andauernde günstige Ernährung wird z. B. die Körpergröße langsam von Generation zu Generation steigern, während umgekehrt das Auge mehr und mehr verkümmert, wenn die betreffende Art ein dunkles Wohngebiet (in Höhlen, unter der Erde, in der Tiefsee) aufsucht.

Zweitens könnte eingewandt werden, und zwar auch gegen die sub a) erwähnte Wirkung der Korrelationen, wenn einmal ein derartiges progressives Prinzip anerkannt werde, so sei es inkonsequent, diesem nur die Anfangsstufen, die weitere Vervollkommnung der betreffenden Organe aber der Selection zuzuschreiben. Wenn das Seewasser die Barten hervorrief und bis zu geringer Höhe ausbildete, warum konnte seine kumulative Wirkung dann nicht ad infinitum sich fortsetzen? Die Antwort lautet, weil die Natur es so eingerichtet hat, daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen. Der Organismus gewöhnt sich schließlich an dauernde Reize und reagiert dann nicht mehr darauf. Diese Tatsache kann nicht bestritten werden, obwohl es unklar ist, worauf sie beruht. Die Gesäßschwielen vieler Affen sind ohne Zweifel durch das Niedersitzen hervorgerufen worden, wenigstens ist dies die naheliegendste Erklärung, und es ist nicht einzusehen, warum nicht simplex sigillum veri sein sollte. Aber diese Schwielen konnten auf diese Weise nur bis zu einem bestimmten, von Art zu Art wechselnden Grade ausgebildet werden. War dieses »funktionelle« Maximum erreicht, so konnte nur durch Selection eine weitere Steigerung veranlaßt werden, denn die individuelle Variabilität umfaßt ein viel größeres Gebiet als die bestimmte (s. Einleitung, S. 6). Hat sich die Majorität der Artgenossen an einen Reiz gewöhnt, so gibt es immer noch einzelne Individuen, welche auf Grund feinerer Empfindlichkeit oder infolge spontaner Variabilität die nächsthöhere Stufe der Abänderung aufweisen. Ebenso mußte in allen ähnlichen Fällen die Reizwirkung nach einer gewissen Anzahl von Generationen erlöschen; war inzwischen das Organ selectionswertig geworden, so konnte es sich weiter entwickeln, wenn nicht, so blieb es auf der einmal erreichten Stufe stehen.

Nicht stichhaltig scheint mir ein andrer Einwand zu sein, welchen Günther (1904, S. 334) erhoben hat. Er fragt, wenn die Wale und Büffel durch Wasserwirkung ihr Haarkleid verloren haben, warum nicht auch Fischotter, Biber und Seehund. Die Antwort ergibt sich von selbst: weil Orthogenese nur dann akkumulierend wirken kann, wenn die betr. Art auf den Reiz überhaupt reagiert. Warum bei jenen drei Arten diese Reaktion ausgeblieben oder in einer ganz andern Form aufgetreten ist, entzieht sich der

Digitized by Google

Beurteilung. Dadurch wird aber nicht die Auffassung zurückgewiesen, daß, wenn eine Reizwirkung erfolgt, sich diese im Laufe der Generationen bis zu einem gewissen Maximum steigern kann, wodurch eine anfangs indifferente Eigenschaft unter Umständen die Stufe der Selectionswertigkeit zu erreichen vermag.

g) Für **sprungweise, diskontinuierliche Variabilität** und im Zusammenhange damit für sprungartige Evolution ist Bateson (1894) eingetreten auf Grund der Tatsache, daß häufig von einer Art zwei oder mehrere scharf getrennte Varietäten ohne Zwischenformen gefunden werden. Er sieht hierin ein allgemeines Naturgesetz, welches die Artbildung beherrscht, indem die sprungweise entstandenen Varietäten zu neuen Species werden. Er gelangt damit im wesentlichen zu denselben Anschauungen, welche Kölliker (1864) in seiner Theorie der heterogenen Zeugung ausgesprochen hat und für die unter andern auch die Botaniker Hofmeister und Wigand und der Philosoph E. v. Hartmann (1875, S. 41) eingetreten sind. Falls diese Ansichten richtig wären, so würde damit die Schwierigkeit der Anfangsstufen vieler nützlicher Organe beseitigt sein; man könnte dann annehmen, daß sie sofort in der für die Selection erforderlichen Größe oder Kompliziertheit aufgetreten seien. Jedem Darwinisten wird diese Auffassung zunächst sympathisch sein, aber sie bedarf einer sehr gründlichen Prüfung um so mehr, als Darwin die sprungartigen auffallenden Variationen sehr wohl kannte, aber ihnen keine nennenswerte Rolle bei der natürlichen Artbildung zugestehen konnte.

I. Begriff und Kennzeichen der diskontinuierlichen Variabilität. Es ist schon wiederholt (s. oben S. 62 und Delage, 1903, S. 288) betont worden, daß jede Variabilität streng genommen diskontinuierlich ist, weil jede Variation eine kleinere oder größere Abweichung von dem bisherigen Zustand darstellt und durch eine Lücke von ihm getrennt ist. Zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variabilität gibt es daher keine scharfe Grenze[1]),

---

[1]) Mit Lotsy (1906, S. 248) kann man drei Formen von diskontinuierlichen Variationen unterscheiden, wobei ihre Erblichkeit vorausgesetzt wird, weil sie sonst überhaupt keine phyletische Bedeutung haben:

a) Sprungvariationen, wenn die Abänderungen erheblich sind;

b) Schrittvariationen, wenn sie unbedeutend sind; hierhin gehört die Mehrzahl der sogenannten Mutationen;

c) Meristische Variationen (Bateson), wenn multiple Organe in ihren Zahlenverhältnissen schritt- oder sprungartig abändern. Kommt bei einer Schlange zu 200 Wirbeln einer hinzu, so ist dies eine unbedeutende Variation, während ein sechster Finger bei einem Säugetier als Sprung erscheint.

Digitized by Google

und wenn nur eine Variation geringen Grades vorliegt, so läßt sich überhaupt nicht entscheiden, ob man sie als kontinuierlich oder diskontinuierlich ansehen will. Nicht selten beobachtet man jedoch eine Anzahl ähnlicher Variationen bei derselben Art, und dann fragt es sich, ob sie sich zu einer kontinuierlichen Reihe anordnen lassen, oder ob jede eine kleinere oder größere Abweichung sui generis ist. Als Unterscheidungsmerkmal gilt alsdann das Vorhandensein bzw. Fehlen von Übergängen. Dieses Kriterium ist in logischer Hinsicht scharf, praktisch aber haften ihm gewisse Mängel an;

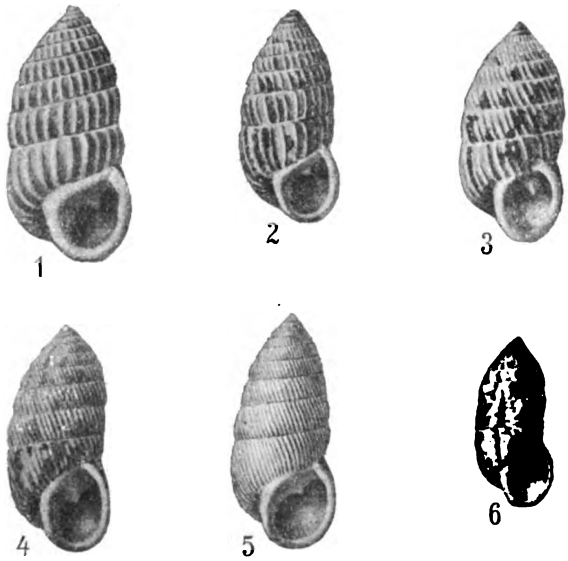


Fig. 23. Westöstliche Formenkette von *Cerion glans* Küster. Nr. 1—4 von der Nordküste von New Providence, Bahamas; Nr. 5 ebenda, Südküste; Nr. 6 von der noch weiter östlich gelegenen Insel Eleuthera. 1 *C. g. typicum*, 2 *C. g. varium*, 3, 4, 5 *C. g. agrestinum*, 6 *C. laeve*. (Original, etwas vergrößert.)

erstens kann das vorliegende Material unvollständig sein und die vorhandenen Übergänge nicht erkennen lassen. Wie ich in einer kürzlich erschienenen Arbeit (Plate, 1907) gezeigt habe, verändern sich die *Cerion*-Landschnecken (Fig. 23) auf der Bahama-Insel New Providence ganz gesetzmäßig von West nach Ost. Die Westformen sind stark gerippt und weiß, die Ostformen schwach gerippt bis fast glatt und pigmentiert. Wer an vielen Fundplätzen gehörig sammelt, wird die denkbar vollständigste Serie von Übergängen zwischen beiden Extremen zusammenstellen können als ein schönes Beispiel kontinuierlicher Variabilität; wer nur zwei oder drei Orte aufsucht, wird ebenso schlagend für Diskontinuität eintreten, da an jeder Fund-

Digitized by Google

stelle die Schalen einen im wesentlichen einheitlichen Charakter zeigen. Dieselbe Erscheinung wird, wenn auch nicht stets mit solcher Schärfe, immer und immer wieder beobachtet. Daraus folgt, daß der Beweis einer diskontinuierlichen Variabilität nicht leicht zu führen ist, denn er setzt ein sehr großes Material von vielen Hunderten von Exemplaren und von mehreren Lokalitäten voraus. Sind nur zwanzig, dreißig Individuen vorhanden, so ist ein sicherer Schluß überhaupt nicht möglich.

Zweitens können zwei Variationen an dem einen Fundorte kontinuierlich durch Übergänge verbunden sein, während sie an dem andern sich als scharf getrennte Formen gegenüberstehen. Daraus ergeben sich dann für die Systematik große Schwierigkeiten. Clessin hält z. B. *Anodonta piscinalis* nur für eine var. der *cygnea* L., weil alle Übergänge von ihm gefunden sind, und ebenso faßt sie Buchner nach den in Württemberg gemachten Beobachtungen für eine Kümmerform der *cygnea* auf. Dagegen beobachteten Merckel und Franz (Nachrichtsbl. d. deutsch. malakozool. Ges., 1907, S. 64 ff.) beide Formen in denselben schlesischen Teichen und Flüssen diskontinuierlich nebeneinander. Goldfuss betrachtete *Limnaea ampla* als eine durch fließendes Wasser hervorgerufene Abänderung der *L. auricularia*, während Clessin und Franz beide Arten in demselben Teich ohne Übergänge vorfanden. W. O. Focke, ein sehr gewissenhafter Botaniker, schreibt (1907, S. 84): »Die Tatsache, daß eine bestimmte Pflanzenform in der einen Gegend als besondere Art, in der andern als unbeständige Varietät oder Hybride auftritt, scheint ungemein häufig vorzukommen«, und erwähnt als Beispiel, daß Capsella bursa pastoris und C. rubella des nördlichen Mittelmeergebiets nicht durch Übergänge verbunden sind, während bei uns eine Varietät der C. b. pastoris vorkommt, die von rubella nicht zu unterscheiden ist, aber durch manche Zwischenformen mit der Stammform verknüpft ist.

Drittens kann die Variabilität einer Art zwar gegenwärtig diskontinuierlich sein, aber daraus folgt nicht, daß sie auch in dieser Form ursprünglich aufgetreten ist. Sie kann zuerst kontinuierlich gewesen und durch Aussterben der Übergänge diskontinuierlich geworden sein. Jede Evolution führt schließlich zu Diskontinuität, indem die Gegensätze größer und größer werden; dies wird von jedem Anhänger der Abstammungslehre zugegeben. Fraglich aber ist, ob in vielen Fällen die Variationen bei ihrem ersten Auftreten scharf getrennt und ohne Übergänge sind, oder ob dieser Zustand erst allmählich erreicht wird. Die Fühler der Ameisen- oder Fühler-

Digitized by Google

Käfer (Paussiden) zeigen eine erstaunliche Verschiedenartigkeit in der Form und in der Zahl der Glieder, welche elf, zehn, sieben, sechs und zwei sein kann. Es hängt dies damit zusammen, daß die Ameisen ihre Gäste an diesen Organen transportieren, und daß sie ferner häufig Drüsen umschließen, deren Secret von den Wirten abgeleckt wird. Wenn nun Wasmann (1906, S. 379) aus dieser Verschiedenartigkeit und aus dem Fehlen von Übergangsformen schließt, die Entwicklung der Fühler sei sprungartig und nicht allmählich erfolgt, so ist dieser Schluß nicht zwingend, jene Zwischenglieder können längst ausgestorben sein.

II. Verhältnis der diskontinuierlichen Variabilität zur diskontinuierlichen Evolution. Aus dem Gesagten folgt, daß der Nachweis einer diskontinuierlichen Evolution sehr schwer zu erbringen ist. Kontinuierliche Variabilität mit Übergängen und Zwischenformen wird überall beobachtet und gestattet nur den einen Schluß, daß die Artbildung sich in sehr vielen Fällen allmählich vollzieht. Zum Beweise, daß es von dieser Regel Ausnahmen gibt, genügt nicht, wie wir eben gesehen haben, die bloße Konstatierung einiger diskontinuierlicher Variationen in einer Sammlung von toten oder lebenden Artgenossen, sondern hierzu sind nur zwei Wege gangbar: die Beobachtung neu entstehender Formen und das Studium der Paläontologie.

1. Bezüglich der Entstehung neuer lebender Formen innerhalb einer genau bekannten Art liegen schon seit alters her viele Beobachtungen der Pflanzen- und Tierzüchter vor. Sie gesammelt, kritisch gesichtet und durch eigne wertvolle Erfahrungen vermehrt zu haben, ist das große Verdienst von H. de Vries. Seine »Mutanten« sind derartige, vermutlich[1]) neue Variationen, welche plötzlich aufgetreten sind, und ihre theoretische Bedeutung wird später ausführlich dargelegt werden. Da auch von andern Forschern neuerdings eine beträchtliche Zahl solcher Mutationen beschrieben worden sind, so ergibt sich eins mit Sicherheit aus einem Vergleich derselben: sie sind zwar in seltenen Fällen auffallende Abweichungen (Albinismus, Melanismus, gefüllte Blüten usw. und zeigen gerade dann sehr oft einen monströsen und pathologischen Charakter), so daß man sie als »Sprung-Variationen« bezeichnen kann; in den meisten Fällen aber bedeuten sie nur ganz geringfügige Abänderungen, welche durchaus nicht im Sinne einer sprungartigen Evolution zu verwerten

[1]) Ein Beweis hierfür fehlt noch vollständig, da über die Variabilität der wilden Oenothera lamarckiana nichts bekannt ist.

Digitized by Google

sind. Es ist daher nicht richtig, wenn immer wieder (z. B. Wasmann, 1904, S. 218, 237; Gross, 1906, S. 546; Jensen, 1907, S. 37) die Mutationstheorie als eine neue Ausgabe der Köllikerschen Lehre von der heterogenen Zeugung bezeichnet wird. De Vries selbst hat diese Auffassung auch deutlich zurückgewiesen an verschiedenen Stellen seiner Werke, von denen ich nur eine hier zitiere. Er sagt (1901, S. 39) von der »Größe der Mutationen«: »Häufig findet man die spontanen Abänderungen als Sprungvariationen oder als sprungweise Variationen beschrieben. Diese Bezeichnung ist keine glückliche. Natura non facit saltus sagte bereits Linné. Was man anfangs für Sprünge ansieht, stellt sich bei eingehendem Studium als solche nicht heraus. Viel zweckmäßiger ist es noch, die einzelnen Übergänge als Stöße zu bezeichnen und von stoßweiser Variabilität zu sprechen. Die Stöße können ja ganz kleine Veränderungen herbeiführen, aber jeder Stoß bleibt eine Einheit.« Hierzu erlaube ich mir die Bemerkung, daß das Adjektiv »stoßweise« auf jede Variation paßt, nicht bloß auf die Mutationen. Sogar jede nichterbliche Abänderung bedeutet einen Stoß. Also mit dieser de Vriesschen Bezeichnung ist nichts gewonnen, denn sie drückt nur etwas Selbstverständliches aus, und man sollte sie daher nicht brauchen, um eine besondere Klasse von Variationen zu kennzeichnen.

Wir konstatieren also, Sprungvariationen kommen vor, aber sie sind sehr selten, woraus folgt, daß ihnen eine generelle Bedeutung für die natürliche Artbildung nicht zukommen kann. Weiter unten gehe ich näher auf die Frage ein, welche Rolle sie in der Natur spielen.

2. Das Studium der Paläontologie kann auf unser Problem nur dann Licht werfen, wenn sehr reichliches Material und in einer solchen Form vorliegt, daß die Lückenlosigkeit desselben in der Hauptsache nicht bezweifelt zu werden braucht. Solche Serien sind selten, aber sie kommen doch vor und liefern dann den Hauptbeweis dafür, daß solche sprungartigen diskontinuierlichen Variationen in der natürlichen Evolution keine Rolle spielen. Überall, wo wir fossile »Formenreihen« direkt in den übereinander liegenden Erdschichten antreffen, wie bei den von Neumayr (1875) untersuchten unterpliocänen Paludinen von Westslavonien und bei dem von Hilgendorf (1866, 1901) und Hyatt studierten *Planorbis multiformis* von Steinheim, oder wo ein sehr großes Material den Stammbaum mit Sicherheit erkennen läßt, wie bei den Huftieren, finden wir ganz allmähliche Übergänge. Einer der besten Kenner der Ungulaten-Phylogenie, Scott (1894), hat sich sehr energisch gegen Bateson

Digitized by Google

ausgesprochen. So schreibt er S. 359: »The mammalian phyla do not support this view of discontinuity in the origin of species and genera . . . . . we find that any mammalian series at all complete, such as that of the horses, is remarkably continuous and that the progress of discovery is steadily filling up what few gaps still remain. So closely do the successive stages follow upon one another, that it is sometimes extremely difficult to arrange them all in order and to distinguish clearly those members which belong in the main line of descent and those which represent incipient side-branches . . . . . In the case of intimately connected formations, which follow upon one another with little or no break . . . . . the progress of this normal is by almost imperceptible gradations.«

III. Ich führe hier zunächst einige Forscher an, welche meines Erachtens in unkritischer Weise für eine sprungartige Evolution eingetreten sind, indem sie sich den Beweis hierfür entweder zu leicht machten oder sogar nur vage Vermutungen vorzubringen wußten.

a) Am ausführlichsten hat Kölliker (1864, 1872, S. 26 ff.) eine »Theorie der heterogenen Zeugung (Generatio heterogenea) oder der Entwicklung aus inneren Ursachen« vertreten, wobei er, wie der Zusatz erraten läßt, gleichzeitig ein Vervollkommnungsprinzip im Sinne Nägelis befürwortete. Auf diese Seite seiner Ansichten komme ich später (Kap. IV, II, A) zurück. Hier beschäftigen uns nur seine Gründe für sprungartige Entstehung neuer Organe und neuer Arten. Er behauptet, eine solche sei nur möglich, indem entweder »einfachste Tierformen« im ausgebildeten Zustande oder »embryonale Stadien (Eier, Keime, Knospen, Larven) höherer Geschöpfe« (S. 42) plötzlich aus sich heraus eine andre Wachstumsrichtung einschlügen, während »unter allen Verhältnissen bei einfacheren und höheren Tieren, bei Jugendformen und ausgebildeten Geschöpfen, auch Umänderungen geringeren Grades« durch den modifizierenden Einfluß äußerer Momente hervorgerufen würden. Kölliker ist also nicht ausschließlich Heterogenetiker, sondern gibt daneben eine langsame Umbildung zu und versteigt sich sogar zu dem Satze: »Solche äußeren Momente haben nun auch mannigfach modifizierend auf den Entwicklungsgang eingewirkt und wäre keine Descendenzhypothese vollkommen, welche nicht auch diese Verhältnisse ins Auge faßte« (S. 43). Merkwürdigerweise setzt er nirgends auseinander, warum eine langsame Umbildung durch kleine Stufen hindurch nicht genügen soll, um schließlich auch große Unterschiede hervorzurufen. Seine Argumente zugunsten einer sprungartigen Evolution bestehen in folgenden Hinweisen:

Digitized by Google

1. auf die Ontogenie, bei der »wesentlich zwei Vorgänge Platz greifen, und diese sind einmal das Auftreten neuer morphologischer Einheiten und zweitens die Umgestaltung schon gebildeter Organe« (S. 31). Der erstere Prozeß soll sprungartig vor sich gehen, z. B. bei der Entstehung der Urwirbel, der letztere allmählich, z. B. bei der Anlage der Darmdrüsen. Tatsächlich läßt sich dieser Unterschied aber nicht durchführen, denn in der embryologischen Entwicklung offenbaren sich immer dieselben Vorgänge der Zellteilung, des Wachstums, der Ausstülpung, der Abschnürung oder der Oberflächenvergrößerung durch Bildung von Falten, wie der Aufbau eines Hauses überall durch Zusammenfügen von Steinen, Holz oder anderm Material erfolgt. Die Urwirbel des *Amphioxus* sind Divertikel des Urdarmes und hinsichtlich ihrer Entstehungsweise prinzipiell nicht verschieden von einer später auftretenden Darmausstülpung, die zur Leber wird. Stellen wir uns also auf Köllikers Standpunkt und »benutzen wir die Entwicklung der Einzelorganismen (weiter) als Basis für die Erkenntnis der Vorgänge bei der Schöpfung der Organismen«, so ist nur der Schluß auf eine allmähliche Evolution gestattet.

2. auf den Generationswechsel, von dem, als Kölliker seine Abhandlung niederschrieb (1872), fast nur solche Beispiele (Polypomedusen, Salpen, *Ascaris nigrovenosa*) bekannt waren, wo die aufeinander folgenden Generationen erheblich verschieden sind. Jetzt aber kennen wir zahlreiche Fälle, wo diese Unterschiede sehr gering sind, z. B. beim Saisondimorphismus vieler Schmetterlinge, Rädertiere (Fig. 47), Entomostraken und Peridineen, während ausgesprochenere Gegensätze der Generationen meist verbunden sind mit einem bedeutenden Wechsel in der Lebensweise (Übergang von sessiler zu freibeweglicher Lebensweise bei Polypomedusen, von unterirdischer zu oberirdischer Existenz bei der Reblaus, Wirtwechsel bei Parasiten) oder eine besondere Anpassung (Erhöhung der Vermehrungsziffer bei Salpen) darstellen. Intensive Änderungen der Lebensweise aber werden allmählich erworben, wie auch die Folgen des Klimawechsels erst nach und nach intensiver werden. Daher liegt die Annahme viel näher, daß die besonders markanten Fälle des Generationswechsels sich erst nach und nach ausgebildet haben; die Meduse war vermutlich zuerst nur ein sich ablösender geschlechtlich differenziierter Polyp, welcher infolge von etwas Gallertgewebe flottierte und erst allmählich Glockengestalt und eigne Beweglichkeit erwarb.

3. auf den Polymorphismus sozialer und koloniebildender Tiere, ein Argument, dessen Beweiskraft ich nicht anerkennen kann,

Digitized by Google

weil zahlreiche Übergangsformen und Fälle von gering entwickelter Arbeitsteilung zeigen, daß auch hier die intensiven Gegensätze allmählich entstanden sind; so sind z. B. die Arbeiter der Hummeln noch genau so gebaut wie die Königin, nur sind sie kleiner, oft nur halb so groß, was wahrscheinlich darin seinen Grund hat, daß mehrere Larven in derselben Zelle sich entwickeln und daher nicht allzu reichliche Nahrung zur Verfügung haben. Erst bei den Meliponinen und Apiden werden die Gegensätze größer, indem die Arbeiter in den Geschlechtsorganen rudimentär werden, in andern Organen (Rüssel, Sammelapparat) aber sich weiter entwickeln. Unter Umständen (v. Buttel, 1900, S. 18) können aber auch sie Eier legen. Daß die Arbeiter aus den Königinnen allmählich hervorgegangen sind, wird ferner dadurch bewiesen, daß bei Bienen und Ameisen noch jetzt der Gegensatz kein absoluter ist, indem Arbeiterlarven durch Änderung der Nahrung in Königinnen umgewandelt werden können. Auch die Termiten sollen die Fähigkeit haben, aus jungen männlichen und weiblichen Soldaten und Arbeitern durch besondere Fütterung Könige und Königinnen heranzuzüchten, wenn diese fehlen. Endlich sei noch auf die »ergatogynen Zwischenformen« der Ameisen hingewiesen, welche in ihrer Organisation zwischen Weibchen und Arbeitern stehen und als phylogenetische Zwischenformen anzusehen sind. Nach Escherich (1906, S. 43) kommen sie besonders bei solchen Arten vor, bei denen die Weibchen und Arbeiter sich an sich nahe stehen. Wasmann beobachtete bei *Leptothorax acervorum* Individuen in einer Kolonie, welche in »Größe, Färbung und Bildung der Brust« einen kontinuierlichen Übergang vermittelten, und Holliday (A study of some ergatogynic ants. Zool. Jahrb. [Syst.] 19, 1903,

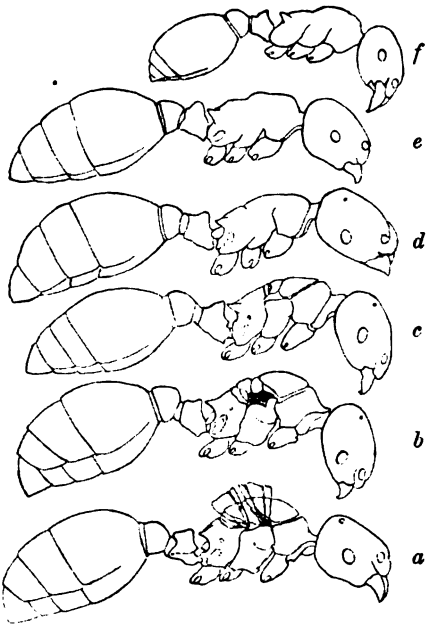


Fig. 24. *Leptothorax emersoni* Wheeler, Übergänge von der Königin (*a*) bis zum Microergat (kleinste Arbeiterform, *f*), nach M. Holliday 1904, S. 302. *a* Königin, geflügelt und mit 3 Ocelli; *b* ergatoides Weibchen, wie die Königin, aber ungeflügelt; *c* dreiäugiger ungeflügelter Arbeiter mit großem Scutellum; *d* zweiäugiger ungeflügelter Arbeiter mit kleinem Scutellum; *e* Macroergat, ungeflügelt und ohne Ocelli; *f* Microergat, wie *e*, aber kleiner.

Digitized by Google

S. 293—328) beschreibt von *Leptothorax emersoni* eine Übergangsreihe von elf verschiedenen weiblichen Tieren, welche von der geflügelten Königin zum ungeflügelten Arbeiter überleiten (Fig. 24). Nach Forel (1904) herrscht unter den Arbeitern der Ameisen sehr oft ein unvollständiger Polymorphismus, also eine sehr große Variabilität, und hieraus entwickeln sich dann die scharf getrennten Arbeitersorten, welche immer verschiedene Funktionen im Staate ausführen und dadurch schon andeuten, daß sie in Anpassung an diese Pflichten allmählich entstanden sind; so bei den *Atta*-Arten z. B. die drei Kasten der Soldaten, der Blattschneider und der Pilzgärtner.

4. auf die Metamorphose. Da die Jugendformen (*Nauplius*, *Zoëa*, Larven der Anneliden, Seesterne usw.) einer Klasse meist eine große Ähnlichkeit haben, sich aber trotzdem zu ganz verschiedenen Familien, Gattungen und Arten entwickeln, so könnten plötzliche

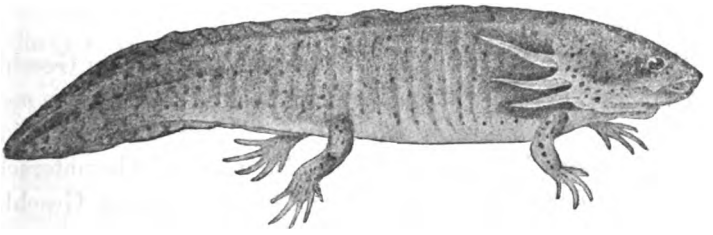


Fig. 25. Axolotl auf dem Stadium des *Siredon pisciformis*.

»Wendungen der Entwicklung und Übergänge in andre Gestalten als die Mutterform« eingetreten sein, »was übrigens nicht weiter durch Beispiele belegt werden soll, da vorläufig alle und jede tatsächlichen Anhaltspunkte fehlen« (S. 39). Dann wäre freilich die ganze Argumentation besser unterblieben. Endlich führt Kölliker noch den Axolotl an, welcher meist auf dem kiementragenden Siredon-Stadium (Fig. 25) geschlechtsreif wird, zuweilen aber auch durch eine rasche Verwandlung in das lungenatmende Amblystoma übergeht. Jetzt sieht man hierin allgemein einen Fall von Neotänie (vgl. die Anm. S. 61), d. h. die Geschlechtsreife tritt in der Regel schon auf dem Larvenstadium ein, ein Zustand, der sicher allmählich eingetreten ist, wie die zuweilen beobachteten Neotänien unsrer heimischen Amphibien beweisen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß Köllikers Theorie der heterogenen Zeugung auf sehr schwachen Füßen ruht, und daß alle von ihm zitierten Beispiele sich viel einfacher durch langandauernde allmähliche Evolution erklären lassen. Trotzdem hat sie das Gute gehabt, die Bedeutung der ontogenetischen Stadien für die Art-

Digitized by Google

bildung in das rechte Licht gesetzt und stärker betont zu haben, als von Darwin geschehen war; letzterer rechnete ganz überwiegend mit der Variabilität der ausgebildeten Formen, während sicherlich diejenige der Eier, Furchungsstadien, Larven und Jugendformen nicht minder eine Quelle für die Entstehung neuer Varietäten und Arten darstellt. Derartige Variationen müssen freilich, wenn sie erblich sind, alle blastogenen Ursprunges sein, da ja auf diesen frühen Stadien die Möglichkeit fehlt, eine somatogene Abänderung auf Keimzellen zu übertragen.

Bei den Nachfolgern Köllikers in der Befürwortung einer sprungartigen Evolution kehren sehr häufig dieselben Gedankengänge wieder, so daß wir uns kürzer fassen können.

b) Zunächst sei Emery (1893, S. 412ff.) erwähnt, welcher sich auf folgende Tatsachen für das »plötzliche Erscheinen neuer Eigenschaften« beruft, mit welcher an sich einwandfreien Bezeichnung aber »Sprungvariationen« gemeint sind.

1. Solche Fälle des sexuellen Polymorphismus, wo ein Geschlecht in mehreren Formen auftritt, z. B. mehrere ♀♀ von *Papilio merope*, zwei ♂♂ von *Rhamnusium salicis* und einigen Feigenchalcidiern. Es sollen »in vielen Fällen die auffallendsten Geschlechtsunterschiede auf dem Wege des Di- oder Polymorphismus des einen Geschlechts entstanden sein, und zwar infolge der unvermittelten Bildung einer neuen Form, welche eine Zeitlang neben der Urform bestand, um nach Schwund der letzteren allein zurückzubleiben« (S. 415). Hiergegen ist zu sagen, daß diese Gegensätze ebensogut allmählich entstanden sein können, und daß keine einzige Tatsache des Polymorphismus zur Annahme eines sprungartigen Erscheinens zwingt, wie wir soeben ausgeführt haben. Von *Papilio merope* ist die in Abyssinien fliegende Weibchenform dem ♂ sehr ähnlich, stellt also vermutlich die Ausgangsform dar, während die vier andern Weibchenformen durch Mimikry vier verschiedener Danaiden entstanden sind. Es erscheint mir ganz undenkbar, daß eine solche Mimikry plötzlich fix und fertig aufgetreten sein soll.

2. Manche Tiere haben außerordentliche Veränderungen im Laufe der Phylogenie durchlaufen (Krebs-Sacculina, Planarie-Bandwurm), so daß nach Emery »einem bange wird vor der ungeheuren Zahl von Generationen, welche die Naturauslese gebraucht hätte, um solche extreme Formen durch Häufung von minimalen Variationen zu erzeugen. Wird aber angenommen, daß im Laufe der Phylogenese ein und wenige Male bedeutende Sprünge geleistet werden konnten, ... so wird der ganze Vorgang und damit

Digitized by Google

auch die Einwirkung der Naturauslese viel begreiflicher«. Dieses Argument sagt gar nichts; man könnte damit ebensogut die alte Schöpfungslehre motivieren, welche so große Sprünge der Schöpfertätigkeit annahm, daß alle Verschiedenheiten plötzlich da waren!

3. Noch schwächer ist das letzte Emerysche Argument: viele Gewohnheiten und Instinkte sollen plötzlich aufgetreten sein. »Der Totenkopfschwärmer erlangte gewiß nicht allmählich die Sitte, in Bienenstöcke einzudringen. Auch schmuggelte der erste Kuckuck zum erstenmal sein Ei in ein fremdes Vogelnest ein.« Emery übersieht vollständig, daß, wenn ein Kuckucksweibchen zum ersten Male das eigne Brüten aufgab, damit die übrigen Weibchen nicht dasselbe getan haben werden. Ganz allmählich wird diese Gewohnheit sich auf immer mehr Individuen ausgebreitet haben, bis sie schließlich bei gewissen Arten ein konstantes Merkmal wurde. Noch jetzt sind bekanntlich viele tropische Kuckucke Eigenbrüter. Es ist ganz undenkbar, daß von einem Moment an alle Weibchen einer Art plötzlich Fremdbrüter wurden.

c) Bateson (1894) hat sich das Verdienst erworben, ein sehr großes Material über diskontinuierliche Variationen zusammenzustellen. Aber der Schluß, den er hieraus ableitete, daß damit auch die weite Verbreitung einer sprungartigen Evolution bewiesen sei, war verfrüht, zumal sehr viele seiner Fälle äußerst selten sind oder einen abnormen pathologischen Anstrich haben, während zahlreiche andre nur geringfügige Abänderungen bedeuten. Ein weiterer großer Irrtum von Bateson war, daß er die ganze Selectionstheorie durch den Nachweis diskontinuierlicher Variationen glaubte umstürzen zu können (vgl. Bateson, S. 568). Für diese Theorie ist es ganz gleichgültig, ob die innerhalb einer Art nachweisbaren Variationen sich zu einer Reihe zusammenschließen lassen oder ob sie ohne Übergänge auftreten. Wichtig ist nur, daß sie da sind und im Kampfe ums Dasein eine Rolle spielen. Gerade die zahlreichen pathologischen Varianten, welche Bateson aufzählt, hätten ihm die Bedeutung der Selection klar vor Augen führen müssen, denn es ist doch unleugbar, daß diese, obwohl sie häufig erblich sind, nie zu Speciesmerkmalen werden. So ist Batesons Werk zwar eine wertvolle Materialsammlung, aber für das Problem der Artbildung ohne Bedeutung.

d) Neuerdings hat Jaekel (1901) sich für eine »Metakinese«[1]) ausgesprochen. Er versteht darunter eine »Umschüttelung«, »eine

[1]) Der Ausdruck ist außerdem schlecht gewählt, da man seit langem unter Metakinese die Trennung der Chromosomen der Äquatorialplatte und ihre Wanderung gegen die Pole versteht.

Digitized by Google

fast gewaltsame, jedenfalls tiefgreifende Umgestaltung einer Form, die selbstverständlich ... nur in frühen Jugendstadien erfolgen kann«. Die von ihm angeführten Beispiele beweisen weiter nichts, als daß beträchtliche Veränderungen sich innerhalb einer phyletischen Reihe vollziehen können. Sie zeigen aber weder, daß sie durch sprungartige Variationen noch durch eine »Verschleppung« von Larven zustande gekommen sind. Über die Larven der fossilen Pelmatozoen und deren eventuelle Wanderungen kann kein Mensch etwas aussagen, und es bleibt daher eine vage Vermutung, wenn Jaekel (S. 52) von einer »Verzögerung der Larvenentwicklung« »die schwache und oft embryonale Entwicklung des Stieles« der Cystoideen und andre Verhältnisse ableitet. Aber sèlbst wenn diese Hypothese richtig wäre, so wüßten wir damit noch nicht, ob kontinuierliche oder diskontinuierliche Variation hierbei im Spiele war (vgl. meine gegen Jaekel gerichtete Schrift: Descendenztheoretische Streitfragen).

e) Eimer (1897) verdanken wir das Wort »Halmatogenesis« für sprungartige Evolution. Er sieht darin eine »wichtige Ursache der Trennung der Organismenkette in Arten« und verweist (abgesehen von den schon besprochenen Erscheinungen des Saisondimorphismus und der Neotänie) auf die künstlichen Kälte- oder Wärme-Aberrationen der Schmetterlinge und auf die Umgestaltung der *Artemia salina* in *Branchipus* nach Schmankewitsch. Bei jenen Aberrationen ist jedoch zu bedenken, daß Standfuss und Fischer sie erzielten durch so extreme Temperaturreize, wie sie eine Art in der freien Natur nur erlebt, wenn sie in ein Gebiet mit ganz anderm Klima einwandert, wobei sie sich selbstverständlich allmählich umändert, da eine solche Wanderung lange Zeit und viele Generationen erfordert. — Es würde hier zu weit führen, wollte ich das berühmte *Artemia*-Beispiel in extenso diskutieren. Ich verweise daher auf die jüngsten gründlichen Untersuchungen von Bateson (1894, S. 96ff.) und von Samter-Heymons (1902), nach denen die Auffassung definitiv aufgegeben werden muß, daß durch Wechsel des Salzgehaltes die eine Art rasch in die andre verwandelt werden kann. Die Gattungen *Branchipus* und *Artemia* stehen sich nach Samter und Heymons so nahe, daß man sie nicht durch ein oder einige Merkmale unterscheiden kann, sondern nur auf Grund vieler, zum Teil sogar innerer Unterschiede. *Artemia* ist im allgemeinen primitiver, larvaler; *Branchipus* weiter vorgeschritten. Da die meisten Artemien im Salzwasser, die meisten *Branchipus* im Süßwasser leben, so ist die Hypothese berechtigt, daß Änderungen im Salzgehalt die Trennung der Gattungen herbeigeführt hat, aber sie kann sich allmählich

Digitized by Google

vollzogen haben. Dafür spricht auch, daß bei *Artemia* durchschnittlich die meisten Variationen in schwachsalzigem Wasser eine gewisse Annäherung an die *Branchipus*-Formen zeigen, sich aber bei starksalzigem Wasser von ihr entfernen, wenngleich nur in recht untergeordneten Merkmalen. Durch das Experiment kann man den genetischen Zusammenhang beider Gattungen nicht streng nachweisen. »Jedenfalls verwandelt sich bei verändertem Salzgehalt weder *Branchipus* in eine *Artemia*, noch wird die *Artemia* zu einem *Branchipus*.« (Vgl. hierzu das Referat von Steuer, Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 53, 1903, [2] S. 145—150.)

f) Auf Nussbaums (1906) Befürwortung einer sprungartigen Evolution habe ich schon oben (S. 64) hingewiesen, und sei gegen diesen Autor noch bemerkt, daß, wenn bei der Kreuzung der Augennerven einer Fischart der rechte Opticus über dem linken liegt und nun durch eine leichte Abänderung des embryonalen Wachstums einmal umgekehrt der linke über den rechten zu liegen kommt, man hierin unmöglich eine Sprungvariation sehen kann. Wenn so unbedeutende Verschiebungen in der Lage zweier Organe schon als »Sprünge« angesehen werden, so fallen sprungartige und allmähliche Evolution begrifflich zusammen.

IV. Vorkommen und Charakter der Sprungvariationen. Für die Frage, ob der Selectionswert plötzlich durch heterogenetische Variabilität erreicht werden kann, kommen selbstverständlich die Schrittvariationen nicht in Betracht, da sie nur unbedeutende Abänderungen darstellen, sondern lediglich die Sprungvariationen. Solche auffallende diskontinuierliche Variationen kommen nun zweifellos vor, obwohl es namentlich bei Haustierrassen oft sehr schwer oder gar unmöglich ist, zu entscheiden, ob die betreffende Abweichung sofort in extremem Grade aufgetreten ist oder allmählich durch Zuchtwahl und Inzucht zu ihrer jetzigen Höhe gehoben worden ist. Der russische Botaniker Korschinsky (1899) hat aus der Literatur eine große Zahl von Beispielen zusammengestellt, daß erheblich unterschiedene Variationen zuweilen in einem Exemplar unter einer großen Zahl nicht veränderter Individuen auftreten. »Es werden mehrere Varietäten von Holzpflanzen in Wäldern oder verlassenen Parkanlagen in einem einzigen Exemplar mitten unter unzähligen typischen Individuen derselben Art gefunden, so z. B. Fagus silvatica var. purpurea, Corylus avellana var. laciniata, Quercus pedunculata var. doumetii, Abies pectinata var. pyramidalis ... Die Entstehung dieser Formen durch Heterogenese ist augenscheinlich, denn jede andre Erklärung wäre gezwungen.« Korschinsky braucht, wie dieser Satz lehrt,

Digitized by Google

für das Auftreten solcher Sprungvariationen eine Bezeichnung, welche die Übereinstimmung seiner Gedanken mit Köllikers »Theorie der heterogenen Zeugung« zum Ausdruck bringen soll. Nach Korschinsky hat de Vries (1901, 1906) viele Beispiele von Sprungvariationen erbracht. Er rechnet sie zu seinen »Mutationen«, obwohl diese sehr oft aus sehr geringfügigen Abänderungen — man denke an die etwa 200 verschiedenen Formen des Hungerblümchens (Draba verna) — bestehen. Unter seinem Einflusse gehen viele Autoren zurzeit in dieser Hinsicht viel zu weit und wittern überall Sprungvariationen. Die Goldfische mit Teleskopaugen und Schleierschwänzen dürfen z. B. nicht als solche angeführt werden, da ihre Nachkommen beständig alle möglichen Abstufungen zeigen und die Züchter andauernde Selection treiben. Ebensowenig darf man sich auf die Mauchamp-Schafrasse berufen, denn die Darstellung von Settegast ist nicht richtig, daß sie 1828 von einem einzigen Lamm der Merinos ihren Ursprung genommen habe. Vielmehr hat schon Bohm (1879, S. 49ff.) gezeigt, daß in jener Zeit in der Umgegend von Mauchamp wie auch in Rambouillet in verschiedenen Merinoherden diese Abart schon vor 1828 aufgetreten ist. Da jene Herden in früheren Zeiten mit dem französischen Landschaf gekreuzt waren, so kann es sich hier um Rückschlag handeln, oder um eine durch lokale Einflüsse entstandene Rasse, bei der sich nicht entscheiden läßt, wieviel auf Rechnung der künstlichen Zuchtwahl zu setzen ist. Ebensowenig einwandfrei ist das viel zitierte Beispiel des krummbeinigen Ancon- oder Otterschafes. Der Originalbericht des Obersten Humphrey (1813, S. 88) über seine Entstehung besagt, daß Seth Wight auf seiner Farm am Charlesflusse in der Nähe von Boston 15 Mutterschafe und einen Bock besaß. 1791 entstand ein Bocklamm von »eigentümlicher Erscheinung«[1]), welches zur Nachzucht verwandt wurde. Im ersten Zuchtjahr hatten nur zwei Lämmer (etwa 10—12 %) von allen, welche geboren wurden, eine Ähnlichkeit (likeness) mit dem Vater. In den nächsten Jahren stieg die Zahl der Tiere mit dieser Eigentümlichkeit, und 1811 konnte Humphrey von einer strongly marked variety before unknown in the world berichten. Bohm hat sicher recht, wenn er aus diesen Angaben schließt, daß auf dem gewöhnlichen Wege, durch Inzucht und Zuchtwahl, allmählich eine besondere Rasse geschaffen wurde. Von dieser Rasse

[1]) Der Name »Otter-Schaf« wurde gewählt, weil der lange Rücken und die kurzen Beine an eine Fischotter erinnerten. Humphrey sagt, die Bezeichnung Ancon stamme von dem ersten, welcher ein solches Tier seziert und untersucht habe (αγκών, Krümmung, Ellbogen).

Digitized by Google

heißt es: »Sie können weder laufen noch springen wie andre Schafe. Sie sind schwächer in ihrer organischen Konstruktion, wie auch plumper im Gang, da die Vorderbeine immer krumm sind und die Füße beim Gehen nach innen gedreht werden.« Diese verkrüppelte Rasse wurde weiter gezüchtet, weil sie über die damals in Neu-England üblichen niedrigen Einzäunungen von Holz oder Stein nicht hinüberspringen konnte wie normale Schafe. Daher ist es wahrscheinlich, daß immer diejenigen Individuen zur Nachzucht ausgewählt wurden, welche besonders niedrige Vorderbeine besaßen. Humphrey sagt aber nichts hierüber, und deshalb ist es auch möglich, daß die Merkmale des Stammtieres unverändert auf viele Individuen im Laufe der Zeit übergegangen sind. Dieser wichtige Punkt läßt sich nicht entscheiden. Humphrey scheint das Stammtier gar nicht gesehen zu haben, denn er gibt keine genaue Beschreibung, sondern sagt nur, es sei von »singular appearance« gewesen. Das Otterschaf kann also ebensowenig wie das Mauchampschaf als ein Beispiel dafür gelten, daß eine besonders eigentümliche Rasse mit einem Schlage da war und sich vom ersten Tier an unverändert erhielt. Solche Beispiele zeigen, daß es nicht richtig ist, wenn alle extremen Hühner-, Tauben-, Kanarien- und Hunderassen schlechthin als Sprungvariationen angesehen werden, die auf einmal fix und fertig in dem jetzt vorliegenden extremen Zustande entstanden. Das Wahrscheinlichste ist immer, daß früher der Prozeß sich ebenso abspielte wie jetzt, d. h. es zeigte sich plötzlich in einem Exemplar eine auffallende Variation mit hoher Erblichkeit, und diese wurde langsam zu einer Rasse vermehrt und dabei durch Zuchtwahl verbessert und konstant gemacht.

Die bis jetzt beobachteten Sprungvariationen lassen sich in zwei Haupt- und mehrere Untergruppen sondern.

1. Sie sind progressive Variationen, Abänderungen nach der positiven Seite:

a) durch Vermehrung oder Verstärkung eines schon vorhandenen Merkmals: Haarmenschen. Überzählige Finger (Zehen) bei Mensch, Pferd, Schwein usw. Fünfte Zehe der Dorking- (Fig. 26) und Houdan-Hühner. Beinfederige Hühner und Tauben. Vierhörnige Ziegen. Melanismus. Gefüllte Blüten (Fig. 13).

b) durch Auftreten eines neuen Charakters: Halsanhängsel mancher Ziegen und Schweine. Kopfhaube bei Hühnern, Tauben, Kanarien (Fig. 11, 12). Krummbeinige Hunde, Pferde (s. Abbildung in Ill. Landwirt. Ztg. 23, 1903, S. 51). Schwarzschulter-Pfau (Darwin, Var. I, S. 323). Stachelschweinmensch Lambert (Darwin, Var. II, S. 4). Tanzmäuse. Purpurblättrige Dahlien. Blutbuche. Fasciation

Digitized by Google

(bandartige Verbreiterung) beim Hahnenkamm, *Celosia cristata*. Zwangsdrehung des Stengels bei Karden (Dipsacus). Geschlitzte Blätter beim Schöllkraut und Haselstrauch.

c) durch Wiederauftreten eines früher vorhandenen Merkmals (Atavismus). Schulterkreuz, Zebrazeichnung, drei Hufe beim Pferd. Rudimente von Hörnern bei hornlosen Rassen von Rindern und Schafen. Pelorien, d. h. Rückschläge der bilateralsymmetrischen Blüten auf die ursprüngliche radiale Symmetrie, z. B. bei Linaria vulgaris. Diese Kategorie ist von 1a nicht immer sicher zu trennen.

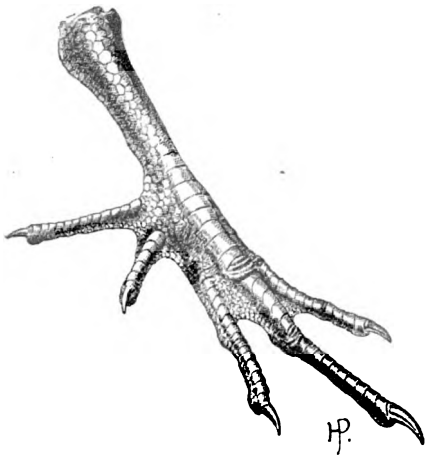


Fig. 26. Fuß vom Dorkinghuhn mit verdoppelter Hinterzehe. 1/2 natürl. Größe. (Original.)

2. Sie sind regressive Variationen, Abänderungen nach der negativen Seite:

a) durch plötzlichen Ausfall einer Eigenschaft: Albinismus. Hornlose Rinder, Schafe, Ziegen. Schwanzlose Katze der Insel Man, die auch in Japan und im malaiischen Archipel weit verbreitet ist. Kennels (1901) stummelschwänzige Katze, welche vermutlich immer mit geschwänzten Katern sich paarte, aber trotzdem in sechs Würfen 28 Junge warf, von denen zwölf normal, vier stummelschwänzig und zwölf sogar schwanzlos waren. Haarlose Hunde. Hämophilie (Bluterkrankheit) durch Ausfall der fibrinogenen Substanz des Blutes. Dornlose Früchte von Datura tatula. Stachellose Opuntien. Kernlose Trauben, Orangen.

b) durch plötzliche Hemmung der Ontogenie (Hemmungsbildungen): Mopsschnauzigkeit bei Doggen, Möpsen, Niata-Rind. Zwergwuchs bei Tieren und Pflanzen.

V. Bedeutung der Sprungvariationen für das Selectionsproblem. Sind nun derartige auffällige Abänderungen geeignet, um plötzlich ein Organ oder einen Teil desselben selectionswertig zu machen und ihm mit einem Schlage den Stempel bedeutender Nützlichkeit aufzudrücken? Kann man glauben, daß sie Anpassungen hervorriefen, die sofort fix und fertig da waren, wie nach der Sage der Griechen Athene aus dem Haupte des Zeus entsprang? Die bekannten Beispiele ermutigen gewiß nicht zu dieser Auffassung. Es

Digitized by Google

mag sein, daß die Schneefarbe mancher Polartiere vielleicht auf diesem Wege erworben wurde, aber da monströse und pathologische Abweichungen unter den Sprungvariationen sehr häufig sind, so sind gewiß nur in Ausnahmefällen Anpassungen, und auch nur solche einfachster Art, aus ihnen hervorgegangen (vgl. SCHIMKEWITSCH, 1906, S. 65).

Auch KORSCHINSKY hebt hervor, daß sehr viele heterogene Variationen sich bei ihrem ersten Auftreten durch ein »zerrüttetes Sexualsystem und durch »eine allgemeine Schwäche der Organisation« auszeichnen. Sie blühen häufig spät, bringen wenige Samen zur Reife und zeigen eine große Empfindlichkeit gegen Kälte. Derartige Eigenschaften müssen den Kampf ums Dasein sehr erschweren, und wenn dazu noch große Seltenheit im Auftreten kommt, so folgt daraus, daß derartige Habitusänderungen nur in den seltensten Fällen sich werden behaupten können. KORSCHINSKY folgert mit Recht aus seinen Beobachtungen, daß günstige Existenzbedingungen die Artbildung durch Heterogenese fördern, ungünstige sie hemmen. Ist dies aber wahr, so können derartige neue Formen für die Evolution nicht in Betracht kommen, denn die Paläontologie beweist, daß neue Faunen und Floren Hand in Hand zusammen gehen mit klimatischen und geologischen Veränderungen. Diese aber veranlassen einen äußerst intensiven Kampf ums Dasein.

VI. Aus diesem Grunde kann auch ihre phyletische Bedeutung nur geringfügig sein. Wir kennen zwar manche Arten mit anscheinend »pathologischen« Charakteren, d. h. mit Eigentümlichkeiten, die man auf den ersten Blick für krankhaft halten könnte, lehrte nicht die Erfahrung, daß sie bei allen Individuen vorkämen. Hierhin gehören z. B. die Hauer des *Babirussa alfurus*, des Hirschebers von Celebes (Fig. 48), welche mitten durch die Haut der Backen hindurchbrechen; der Narwal mit seinem nur auf der einen Seite enorm verlängerten Stoßzahn; der *Anarhynchus frontalis*, ein Strandläufer von Neuseeland, dessen Schnabelspitze plötzlich um etwa 30° nach rechts abbiegt, und der Kreuzschnabel (*Loxia*) mit seinen übergreifenden Schnabelspitzen. In solchen Fällen ist möglicherweise der besondere Charakter plötzlich nach Art einer Monstrosität bei mehreren Individuen aufgetreten und ist infolge besonderer Umstände durch Kreuzung nicht verwischt worden. Es ist aber ebenso wahrscheinlich, daß derartige Bildungen allmählich entstanden sind. Wie vorsichtig man in der Beurteilung solcher Fälle sein muß, beweisen die interessanten polypharyngealen Planarien, welche neuerdings von MRÁZEK (*Planaria montenigrina*, SB. böhm.

Digitized by Google

Ges. Wiss. Prag, 1903, Nr. 33 und *Planaria anophthalma*, ibid. 1906, Nr. 32) und andern beschrieben worden sind. Teratologische Verdoppelungen und Spaltungen des Pharynx sind bei Strudelwürmern öfters beobachtet worden, z. B. bei *Pl. alpina*, der Stammform jener beiden Arten. Von diesen hat *Pl. anophthalma* (Fig. 27 a) gewöhnlich drei Schlundköpfe, es kommen aber vereinzelt auch Exemplare mit einem und zwei vor. Bei *Pl. montenigrina* (Fig. 27b) ist der Prozeß weiter gediehen; die jüngsten Tiere haben mindestens fünf Schlundköpfe, und während sie älter werden, sprossen aus dem Hintergrund der Pharyngealtasche neue hervor, so daß die Zahl in Montenegro bis auf 14, in Bulgarien sogar bis auf 30 steigen kann. Die nordamerikanische *Phagocata gracilis* bringt es ebenfalls auf 20 und mehr Schlundköpfe. Diese Reihe zeigt deutlich, daß nicht plötzlich 20 Schlundköpfe aufgetreten sind als »Sprungvariation«, sondern daß die meristische Variation sich allmählich gesteigert hat. — Besonders leicht können bei Haustieren und -Pflanzen solche plötzlich aufgetretenen Abnormitäten Veranlassung zur Zucht einer neuen Rasse gegeben haben, falls sie einigermaßen erblich waren, denn sie mußten die Aufmerksamkeit ihrer Besitzer besonders auf sich lenken und zu Züchtungsversuchen herausfordern, auch wenn es sich nicht um nützliche, sondern nur um auffallende Merkmale handelte.

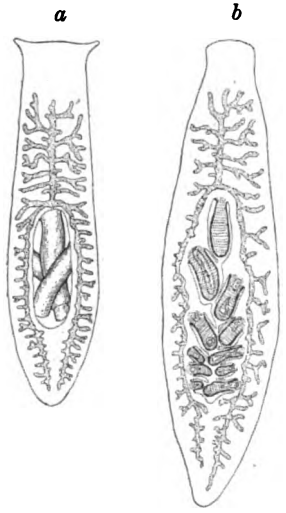


Fig. 27. Polypharyngeale Strudelwürmer (nach Mrázek, 1903 Fig. 5 und 1906 Fig. 1). *a Planaria anophthalma*, Habitusbild. *b Planaria montenigrina*, Flächenschnitt.

Zusammenfassung. Der Einwand, daß unbedeutende Abänderungen keine Selection veranlassen können, hat zweifellos eine gewisse Berechtigung. Es ist zuzugeben, daß in sehr vielen Fällen die Variationen so geringfügig sind, daß sie keinen »Selectionswert« besitzen, d. h. nicht imstande sind, den Kampf ums Dasein in irgend einer Weise zu beeinflussen. Darwin selbst hat nie behauptet, daß »minimale« Variationen über Leben und Tod entscheiden, wie seine Gegner ihm häufig unterschieben, sondern er spricht immer nur von »kleinen« Abänderungen und nimmt an, daß diese in vielen Fällen eine Auslese be-

Digitized by Google

wirken können. Diese Annahme ist völlig berechtigt, denn die Erfahrung lehrt immer wieder, daß solche kleine Variationen, wie sie bei Menschen, Tieren und Pflanzen täglich beobachtet werden, in der Leistungsfähigkeit der aktiven und passiven Organe (Muskeln, Sinnesorgane, Verdauungsorgane, Schutzfärbung usw.), in der konstitutionellen Widerstandskraft gegen Erkrankungen, Parasiten, Hunger, Durst, Temperaturschwankungen und andern Gefahren und endlich in der Vermehrungsziffer, in sehr vielen Fällen über Sein oder Nichtsein entscheiden und demnach Selectionswert haben können. Namentlich die Fruchtbarkeit einer Art wird oft genug durch unbedeutende Änderungen in der Lebensweise, also durch morphologisch überhaupt nicht nachweisbare und meßbare Verhältnisse so beeinflußt, daß im Laufe einiger Generationen der Kampf ums Dasein eine andre Form annimmt. Die Beurteilung des Selectionswertes einer Variation hängt daher nie ausschließlich von der Größe der Abänderung ab, sondern von der Rolle, welche sie im Leben der Art spielt, und die allgemeine Behauptung, daß unbedeutende Differenzen keine Auslese veranlassen können, ist direkt falsch.

Weiter kennen wir die im vorstehenden geschilderten Hilfsprinzipien, welche einem Organ allmählich oder plötzlich Selectionswert verleihen können, nämlich korrelative Abhängigkeit von andern nützlichen Organen, Funktionswechsel, Änderung der Lebensweise, Gebrauchswirkung, ursprüngliche Universalität (polyfunktionelle Organe) und Orthogenese. Sie sind so verschiedenartig, daß sie die Schwierigkeit der Anfangsstufen in sehr vielen Fällen überbrücken, namentlich wenn die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften zugegeben wird.

Unsre Untersuchung lehrte ferner, daß vom Weismannschen Standpunkt aus dem Prinzip der coincidierenden Selection keine nennenswerte Bedeutung zugeschrieben werden kann. Ebensowenig sind die Sprungvariationen, die wegen ihrer Seltenheit und ihres meist pathologischen Charakters für die Descendenzlehre überhaupt nur den Wert von Ausnahmeerscheinungen haben, geeignet, als Hilfsprinzip von allgemeiner Gültigkeit herangezogen zu werden, um die Variationen plötzlich selectionswertig zu machen.

Digitized by Google

Neunter Einwand

von Fleischmann (1903), Schneider (1906, S. 63, 65) und vielen andern:

> Der Darwinismus läßt sich in einem speziellen Falle nie exakt begründen, weil der Kampf ums Dasein stets ein so komplizierter Prozeß ist, daß er sich nicht in allen Einzelheiten feststellen läßt. Dadurch wird die Selectionslehre zur persönlichen Ansichtssache.

Die erste Hälfte dieses Einwandes ist völlig richtig und auch von mir in den früheren Auflagen dieses Buches ausführlich begründet worden. Trotzdem ist die zweite ein Fehlschluß, denn Naturgesetze und allgemeine Theorien werden in den gesamten Naturwissenschaften nicht direkt aus den Beobachtungen abgeleitet, gleichsam von ihnen abgelesen, sondern sie werden durch logische Folgerungen, durch Deduktion aus ihnen gewonnen.

Wer auf diesem Standpunkte steht, der kann getrost einen Satz aufstellen, der anscheinend Wasser auf die Mühle der Antidarwinisten gießt, und damit bekunden, daß er die Klippe einseitiger Überschätzung des Selectionsprinzips vermeidet. Dieser Satz lautet: es ist fast ausnahmslos unmöglich, in einem speziellen Falle das Maß des Selectionswertes anzugeben und vielfach sogar unmöglich, festzustellen, ob ein anscheinend nützliches Organ selectionswertig ist oder nicht. Der hieraus sich ergebende Schluß ist, daß die Richtigkeit der Selectionslehre nicht aus der Beobachtung spezieller Fälle in der Natur sich ergibt und auch nicht an solchen in ihrem ganzen Umfange geprüft werden kann, sondern daß sie eine logische Folgerung aus den allgemeinen Erfahrungstatsachen der Variabilität, des Geburtenüberschusses und des Kampfes ums Dasein darstellt. Um das Gesagte zu illustrieren, so erinnere ich an die Schalenaugen (Fig. 21) der höheren Chitonen[1]) die sich, wie aus der Anatomie zweifellos erhellt, aus Tastorganen, den sogenannten Ästheten, entwickelt haben. Diese Augen sind fast immer in sehr großer Zahl (viele Hunderte) vorhanden und werden bei manchen Arten, z. B. bei *Acanthopleura echinata* und *Enoplochiton niger*, im Alter fast regelmäßig durch Pilzmycelien zerstört, so daß man bei größeren Exemplaren meist nur noch am Rande der Schalen einige wenige unversehrte Augen findet. An demselben Felsen finden sich Jugendformen mit intakten Augen, ältere Exemplare mit halb oder

[1]) L. Plate, Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Fauna chilensis. V. 1. 1898. (Suppl. der Zool. Jahrb.) S. 199 und V. 2. S. 502.

Digitized by Google

ganz zerstörten Augen und vielleicht noch andre Arten von Chitonen, welche sie überhaupt nicht besitzen. Der Schluß liegt sehr nahe, daß sie überhaupt nicht vitale Bedeutung haben, sondern daß die betreffenden Arten ebensogut ohne dieselben existieren könnten. Irgendwelche Sicherheit läßt sich nicht erreichen, weil die zahlreichen Existenzbedingungen, welche über Sein oder Nichtsein entscheiden, einer näheren Analyse sich entziehen. Es wäre möglich, daß die Augen gleich nach Beendigung der Larvenperiode dem jungen Tiere die für die Weiterentwicklung geeigneten Regionen innerhalb der Gezeitenzone andeuten, so daß sie z. B. sandhaltiges und daher trübes Wasser mit Hilfe derselben vermeiden.

In der darwinistischen Literatur finden sich seitenlange Erörterungen darüber, in welcher Weise die Selection bei der Ausbildung des Giraffenhalses beteiligt war, ohne daß die Autoren über Vermutungen hinauskommen. Neuerdings hat sich dasselbe Schauspiel wiederholt in der Kontroverse über die Frage, ob Selection die Tastempfindlichkeit des Menschen gesteigert hat oder Gebrauchswirkung. Spencer (1893, S. 153 ff.) vertritt die letztere Ansicht, da die kleinen Unterschiede im Empfindungsvermögen der verschiedenen Körperregionen keinen Selectionswert besessen hätten, und sieht darin ein schlagendes Beispiel für die Vererbbarkeit durch Gebrauch erworbener Eigenschaften. Weismann (1893, S. 28), Platt Ball (1893, S. 338) und Wallace (1893, S. 497) treten für Selection ein, ohne aber, wie dies in der Natur der Sache begründet ist, wirklich zwingende Argumente vorbringen zu können. Dies ist schon deshalb nicht möglich, weil die Gegensätze keine scharfen sind und sehr wohl beide Faktoren kooperiert haben können. Diejenigen Körperstellen, welche der Berührung am meisten ausgesetzt waren, wo also die sensiblen Elemente am meisten gebraucht wurden, erwarben hierdurch eine erhöhte Empfindlichkeit. Das Maß derselben kann aber bei verschiedenen Individuen oder Rassen je nach Lebensart und Veranlagung differiert haben, und da die manuelle Geschicklichkeit und das Sprechen nicht zum wenigsten auf dem Tastvermögen der Finger bzw. der Zunge beruhen, so können diese Unterschiede Selectionswert erlangt haben. Dann hätten beide Parteien recht, ohne daß jedoch die Möglichkeit bestände, über vage Hypothesen hinaus zu gelangen oder gar zu entscheiden, welchem der beiden Faktoren die größere Wirkung zuzuschreiben wäre.

In der Erkenntnis der Unmöglichkeit, die Rolle der Selection für die Vergangenheit und für jeden gegenwärtigen Fall exakt rekonstruieren zu können, liegt gewiß etwas Deprimierendes, aber deshalb bleibt sie

Digitized by Google

nicht weniger richtig. Es wird keinem Physiker einfallen, zu bezweifeln, daß durch die Anziehungskraft des Mondes Ebbe und Flut hervorgerufen werden, obwohl jede Hafenzeit empirisch festgestellt werden muß. Dasselbe gilt für die Fallgesetze, welche auch nicht direkt aus der Beobachtung abgeleitet werden können, sondern auf theoretischen Erwägungen beruhen. Der Statistiker stellt allgemeine Gesetze auf, deren Richtigkeit nicht zu bezweifeln ist, ohne aber doch wissen zu können, ob sie in einem gegebenen Falle zutreffen. In gleicher Weise entspringt die Beweiskraft der Selectionslehre nicht der direkten Beobachtung, sondern dem logischen Zwange der Folgerungen, die aus sicher ermittelten Tatsachen gezogen sind. Der Darwinismus bleibt demnach eine Theorie, eine Kette von Gedanken, welche durch Deduktion aus den empirischen Beobachtungen abgeleitet werden. Die Theorien sind die höchste Blüte, das eigentliche Endziel der Wissenschaft, denn diese besteht nicht in der Registrierung, sondern in der geistigen Verknüpfung der Tatsachen. Stellt man sich wie Fleischmann (1903) auf den Standpunkt des krassen Skeptizismus und läßt man nur das als wahr gelten, was sich jederzeit ad oculos demonstrieren läßt, so untergräbt man damit jede Wissenschaft. Diese Auffassung haben die Hauptvertreter des Darwinismus nie verleugnet. So schreibt E. du Bois-Reymond (1876, S. 22): »Sofern es um Geltung des Prinzips überhaupt sich handelt, kann uns also gleichgültig sein, ob wir im einzelnen Falle das Wirken der natürlichen Zuchtwahl zu durchschauen und zu beweisen vermögen oder nicht.« Lloyd-Morgan (1890, S. 188) sagt: »Unsre Überzeugung von ihrer Wahrheit und Richtigkeit darf uns nicht gegen die Tatsache blind machen, daß die natürliche Auslese mehr ein logischer Schluß ist als eine Sache der direkten Beobachtung.« Ähnlich hat sich Weismann an verschiedenen Stellen seiner Werke geäußert. Eine derselben (1893, S. 35) sei hier wiedergegeben: »Wir können nur im allgemeinen mit Darwin sagen, daß Selection durch Häufung ‚kleinster Variationen' arbeitet, und daraus schließen, daß diese ‚kleinsten Variationen' Selectionswert besitzen müssen. Die Höhe aber dieses Selectionswertes im einzelnen Falle genauer zu bestimmen, ist uns bis jetzt nicht möglich gewesen.« »Wenn man deshalb mit Herbert Spencer fragt: Glauben Sie, daß ein geringes Plus von Feinfühligkeit der Zungenspitze jemals den Ausschlag darüber gegeben hat, wer untergehen und wer überleben soll, so kann der eine mit demselben Recht bejahend wie der andre verneinend antworten. Der eine findet es leicht vorzustellen, der andre schwer, und keines von beiden Urteilen kann die Entscheidung in

Digitized by Google

der Sache geben.« Endlich sei noch WALLACE hier genannt, der (1894, S. 176) kurz und bündig eingesteht: »es wird natürlich zugegeben, daß ein direkter Beweis der Tätigkeit der natürlichen Zuchtwahl zurzeit fehlt«.

Wenngleich es sicher ist, daß ein genauer Maßstab für die Tätigkeit der Zuchtwahl in der Vergangenheit fehlt und auch schwerlich durch weitere Untersuchungen zu erbringen sein wird, so ist doch damit nicht gesagt, daß die Wirkungen der natürlichen Zuchtwahl in der Gegenwart sich einer genaueren Beobachtung und Erforschung entziehen. Durch Unwetter, Überschwemmungen, extreme Temperaturgrade, Veränderungen in der Zusammensetzung der umgebenden Fauna und Flora und durch das Vordringen der menschlichen Kultur werden nur zu oft zahlreiche Organismen vernichtet, die verglichen werden können mit den Überlebenden, um auf diese Weise diejenigen morphologischen Verhältnisse, welche die Auslese in den betreffenden Fällen direkt oder indirekt veranlaßten, festzustellen. Ferner könnten künstlich zahlreiche Individuen einer Art schädlichen Einflüssen ausgesetzt werden, um zu konstatieren, auf Grund welcher Eigenschaften der eine Teil derselben sich erhält, während der andre vernichtet wird. Derartige Experimente einer künstlichen Elimination fehlen bis jetzt fast vollständig, obwohl es sicher ist, daß durch sie Selectionswerte ermittelt werden können. Ganz besonders aber ist das Gebiet der menschlichen Selection für eingehende Untersuchungen geeignet, welche auf Grund statistischer, medizinischer und soziologischer Forschungen die Faktoren zu erkennen hätten, welche in der Geschichte und in der Gegenwart die aufsteigende Entwicklung oder den Niedergang von Völkern, Rassen und Ständen bedingt haben. PEARSON und seine Schüler haben in den letzten Jahren dieses weite Gebiet der menschlichen Selection mit einigen Arbeiten[1]) in Angriff genommen. Außerdem verfügt die Medizin über einen großen Erfahrungsschatz bezüglich der morphologischen Momente, welche auf bestimmte Krankheiten hemmend oder begünstigend einwirken: ein geringer Brustumfang erhöht die Gefahr der Phthise, eine relativ lange Augenhöhle begünstigt die Kurzsichtigkeit, ein schmaler Schädel Zahnverderbnis usw.

Außer der schon oben (S. 79) erwähnten Arbeit von KELLOGG und BELL (1904), welche kein positives Resultat ergab, sind meines

---

[1]) Das von Dr. PLÖTZ, Dr. NORDENHOLZ und mir begründete Archiv für Rassenbiologie (I, 1904—IV, 1907 bis jetzt erschienen) sucht nach dieser Richtung hin alle wichtigen Daten zu sammeln.

Digitized by Google

Wissens erst fünf Abhandlungen erschienen, welche von den Verhältnissen in der freien Natur ausgehen und in der angedeuteten Weise ein neues Gebiet zoologischer Forschung, die Wirkung der Elimination, zu erschließen sich bemühen. Ihre Verfasser sind Bumpus, Weldon, Poulton, Cesnola und Crampton. Bumpus[1]) (1899) untersuchte 136 Sperlinge, die in einem Unwetter am 1. Februar 1899 verletzt oder getötet waren, und verglich sie mit den Überlebenden. Es zeigte sich, daß sie sich sämtlich von dem Durchschnittstypus mehr oder weniger entfernten, und zwar sowohl nach der positiven wie nach der negativen Seite in der Größe der Organe. Unter den eliminierten Sperlingen fanden sich die längsten und die kürzesten, diejenigen mit der größten und mit der kleinsten Spannweite, mit dem größten und mit dem kleinsten Kopf, ferner mit dem längsten Femur, dem kürzesten Humerus und Sternum. Bumpus zieht daraus mit Recht den Schluß, daß die betreffenden Tiere infolge ihrer Organisation dem Unwetter erlagen, während diejenigen, welche sich der Norm am meisten näherten, erhalten blieben.

Viel eingehender sind die Untersuchungen von Weldon (1898) an *Carcinus maenas* (Fig. 28), welcher durch Messung zahlreicher Exemplare von Plymouth feststellte, daß die Männchen in den Jahren 1893, 1895, 1898 bei gleicher Länge successive schmalstirniger wurden. Er benutzte Tiere zwischen 10 und 15 mm Länge und berechnete die Stirnbreite, indem er die Länge = 1000 setzte. Mit zunehmendem Alter wächst die Länge mehr als die Breite, so daß jugendliche Individuen relativ breiter sind als ältere. Weldon fand z. B.:

Länge des Panzers	1893	1895	1898
		Breite	
11,9 mm	791,45	786,53	780,09
13,1	776,63	771,61	760,13
14,5	762,60	754,45	744,44

Es muß übrigens betont werden, daß es sich hierbei um recht geringe Differenzen handelt, die wohl nicht immer ganz sicher festzustellen sind. Bei dem letzten Tiere (14,5 mm) würden die Breiten in Millimetern sein 11,049—10,933—10,788, also in 5 Jahren erst eine Verminderung von 0,261 mm. Bei den Weibchen war eine Abnahme der Stirnbreite ebenfalls zu konstatieren, aber in noch geringerem Maße. Für das Jahr 1898 sind die Angaben weniger

[1]) Der Aufsatz war mir im Original nicht zugängig. Ich berichte nach einem Referat in Revue scient. 22. April 1899.

Digitized by Google

genau als für 1893 und 1895, weil verhältnismäßig wenige Exemplare (von jeder Panzerlänge ungefähr ein Dutzend) gemessen wurden.

Weldon sieht die Ursache dieser Breitenabnahme darin, daß im Plymouth-Sunde durch einen dem Eingange vorgebauten Wellenbrecher die Wasserzirkulation verringert, gleichzeitig aber das Wasser durch zwei einmündende Flüßchen schlammiger und durch den steigenden Verkehr schmutziger wurde, was zur Folge hatte, daß die für die Respiration weniger günstig eingerichteten breitstirnigen Individuen ausgemerzt wurden. Die folgenden zwei interessanten Experimente führten ihn zu dieser Auffassung. Erstens wurde zu

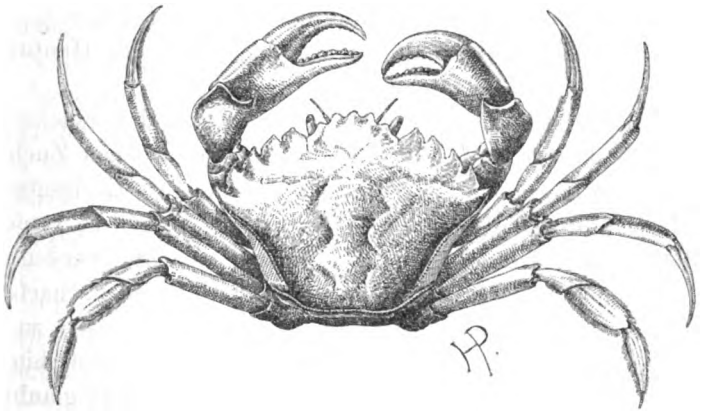


Fig. 28. *Carcinus maenas*, gemeine Strandkrabbe. 1/2 natürl. Größe. (Original.)

wiederholten Malen eine größere Anzahl von Krabben in ein Seewasseraquarium getan, dessen Wasser mit demselben feinen Kreideschlamm versetzt worden war, wie er sich an dem von *Carcinus maenas* bewohnten Strande des Hafens befindet. Durch einen Motor wurde dieser Schlamm in Suspension erhalten. »In jedem Falle, in dem dieses Experiment mit ebenso oder fast ebenso feinem Schlamm wie der von Flüssen heruntergeschwemmte ausgeführt wurde, waren die Krabben, welche starben, deutlich breiter als die Krabben, welche den Versuch überlebten, so daß die Aussicht einer Krabbe, am Leben zu bleiben, nach ihrer Stirnbreite gemessen werden konnte.« Bei einem solchen Experiment wurden 248 männliche *Carcinus maenas* verwandt, von denen 154 starben und 94 am Leben blieben; bei ersteren war die durchschnittliche Stirnbreite über, bei letzteren unter dem Durchschnitt der 248 Exemplare, ohne daß jedoch der Autor genauere Zahlenangaben über die Höhe der Unterschiede macht.

Digitized by Google

Zweitens hat Weldon folgenden Kontrollversuch angestellt. Am Strande gesammelte Krabben wurden einzeln in Flaschen gehalten, die mit fließendem Seewasser gespeist wurden. Es erfolgten zuerst eine Anzahl Todesfälle, die wohl so zu erklären sind, daß die Flaschen nicht ganz rein zu halten waren von verfaulter Nahrung und ähnlichen Verunreinigungen, wodurch eine Auslese zugunsten schmalstirniger Tiere bewirkt wurde. Nachdem sich diese letzteren gehäutet und eine neue feste Schale gebildet hatten, stellte sich heraus, daß die abgeworfenen Panzer etwas schmäler, die neuen etwas breiter waren als der Durchschnitt gleich langer freilebender Krabben, ja einige von ihnen waren »remarkably broad«. Es lassen sich also relativ breite Krabben dadurch erzielen, daß man die Tiere während der Wachstumsperiode, d. h. gleich nach der Häutung, in verhältnismäßig klares Wasser setzt.

Weldon schließt aus seinen Beobachtungen und Versuchen, daß wenigstens in diesem Falle die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auf zufällige Variationen (größere oder geringere Stirnbreite) sich messen läßt, und daß die durch sie bewirkte Evolution so rapid verläuft, daß sie innerhalb sehr weniger Jahre beobachtet werden kann.

An diesen Schlüssen hat Cunningham (1899) eine scharfe, wie mir scheint, teilweise berechtigte, aber doch im ganzen zu weitgehende Kritik geübt. Er läßt an diesen doch immerhin sehr dankenswerten Untersuchungen kein gutes Haar, sondern glaubt, alle Tatsachen auf den Einfluß äußerer Faktoren, namentlich Temperatur und Nahrung, zurückführen und jede Selection ausschließen zu können. Dies ist schon deshalb unhaltbar, weil solche Faktoren als direkte Variationsursachen sich wohl mit einer Selection vertragen. Die Abnahme der Stirnbreite von 1893—98 erklärt Cunningham daraus, daß das Wasser 1893 besonders warm, 1895 etwas kälter und 1898 noch kälter war, wodurch das Breitenwachstum herabgesetzt oder auch das Längenwachstum beschleunigt wurde. Eine solche Erklärung kann erst dann acceptiert werden, wenn durch Experimente wenigstens wahrscheinlich gemacht ist, daß durch Kälte in erster Linie die Breitenentwicklung und erst in zweiter die Länge herabgesetzt wird. Diesen Nachweis hat aber Cunningham nicht erbracht, und an und für sich ist es nicht wahrscheinlich, daß Kälte oder Wärme das Wachstum in einer Dimension mehr behindern oder beschleunigen sollten als in der andern. Aber selbst wenn dies der Fall ist, so folgt daraus durchaus nicht, daß alle Individuen in gleicher Weise durch die Temperatur beeinflußt wurden und jede Selection daher unmöglich war.

Digitized by Google

Nach meiner Meinung darf die an den freilebenden Formen beobachtete Stirnverschmälerung nicht direkt mit den Experimenten verglichen werden. Da es sich bei jener nur um sehr unbedeutende Differenzen handelt, so mag CUNNINGHAM recht haben mit der Annahme, daß sie durch wechselnde Existenzverhältnisse hervorgerufen wurden. Aber wir wissen hierüber ebensowenig wie darüber, ob hierbei Selection im Spiel war oder nicht. Auch dem Häutungsexperiment möchte ich keinen großen Wert beimessen, denn Tiere, die in einer Flasche ungestört und bei reichlichem Futter den neuen Panzer bilden, finden sich — wie übrigens auch WELDON zugibt — unter so ganz andern Bedingungen als im Freien, wo sie, solange die Haut noch weich ist, sich ängstlich verborgen halten und infolgedessen wohl schlecht ernähren, daß die größere Breite der neuen Schale hierdurch bedingt sein könnte. Der Schlammversuch scheint mir hingegen von großer theoretischer Bedeutung zu sein, indem er auf das klarste zeigt, daß kleine Organisationsunterschiede mit einem Selectionswert direkt oder indirekt verbunden sein und als Maßstab für die Auslese dienen können. Welches Organ (eventuell auch mehrere) korrelativ mit der Stirnbreite zusammenhängt und die Selection veranlaßt, bleibt zurzeit noch unsicher. Die Wahrscheinlichkeit spricht freilich für die WELDONsche Ansicht, daß bei größerer Stirnbreite mehr Schlamm in die Kiemenhöhle eindringt und die Atmung unmöglich macht. Jedoch fehlen nach dieser Richtung hin noch nähere Angaben.

CRAMPTON (1904) versuchte die Abhängigkeit der Elimination von der Variabilität an dem Ailanthus-Seidenschmetterling *Philosamia cynthia* festzustellen. Er sammelte im Dezember 1899 bei New York im Freien 1090 Kokongespinste und stellte folgendes fest. 93 waren schon ausgeflogen, kamen also nicht weiter in Betracht, ebenso wie 9, welche nicht imstande gewesen waren, die Kokonhülle als fertige Schmetterlinge zu durchbrechen; 55 (4,8 %) enthielten tote eingetrocknete Raupen; 623 enthielten äußerlich normale, aber tote Puppen; nur 310 waren noch lebend und wurden im Laboratorium weiter beobachtet. Von diesen ergaben nur 181 oder 16,6 % der Gesamtzahl normale Schmetterlinge, so daß also 83,4 % im Kampfe ums Dasein unterlegen waren. Dieser hohe Prozentsatz würde in der freien Natur noch gesteigert worden sein, da die Tiere im Laboratorium vor Feinden und Witterungswechsel geschützt waren. Von den übrigen 129 lebenden Puppen ergaben 75 etwas unvollkommene Schmetterlinge (14 ♂ + 61 ♀), 38 stark verkrüppelte (18 ♂ + 20 ♀), und 16 krochen nicht aus (5 ♂ + 11 ♀). Die ♀

Digitized by Google

scheinen also empfindlicher zu sein als die ♂. Um die Ursache der Elimination etwas aufzuklären, wurde von den 623 toten Puppen und den 310 lebenden eine gleiche Zahl in verschiedenen Details genau gemessen. Bei den ♂ zeigten die überlebenden Puppen einen schlankeren Thorax, und die Antenne war länger, breiter und dicker als bei den eliminierten. Bei den ♀ war diese Abhängigkeit der Elimination vom Bau noch deutlicher und bewegte sich in derselben Richtung wie bei den ♂. Dieselbe Richtung (längerer, schmälerer und höherer Thorax, längere Antennen) war ferner festzustellen bei einem Vergleich der ♂ Puppen, welche normale Schmetterlinge ergaben, mit solchen ♂ Puppen, welche abnorme Imagines lieferten, während bei den ♀ Puppen eine andre Eliminationsgrundlage beobachtet wurde. Als Hauptergebnis ist auch hier festzustellen, daß die Ausmerzung von der Organisation abhängt. Da aber die längere Antenne und der schlankere Thorax während der Puppenruhe nicht direkt von Nutzen sein können, so äußert sich hierin die größere Lebenskraft nur korrelativ[1]) oder indirekt, d. h. ein bestimmter Typus mit bestimmten Dimensionen seiner äußeren Organe überlebt am leichtesten, und je mehr ein Individuum von diesem Normaltypus abweicht, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit der Elimination. Welche Organe aber hierbei die entscheidende Rolle spielen, bleibt noch zu ergründen.

Cesnola (1904) suchte das Verhalten der grünen und der braunen Varietät von *Mantis religiosa*, der Gottesanbeterin, in Italien festzustellen. Die grüne wird besonders auf grünem, die braune auf dürrem Gras gefunden. Es wurden nun 45 grüne und 65 braune mit einem Seidenfaden an Pflanzen festgebunden und 17 Tage lang kontrolliert, wobei sich ergab, daß auf gleichfarbiger Unterlage die Tiere unversehrt blieben, während 25 grüne auf braunen Pflanzenteilen schon nach 11 Tagen sämtlich und 45 braune auf grüner Unterlage in derselben Zeit bis auf 10 gefressen worden waren. Es folgt hieraus, daß eine »Schutzfarbe« tatsächlich im Kampfe ums Dasein ein sehr wichtiges Schutzmittel darstellt. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Poulton und Sanders (1899) als sie 600 Puppen von *Vanessa urticae* in Oxford, St. Helens (Isle of Wight), Mürren und Visp an Nesseln, Baumstämmen, Zäunen, Mauern und am Boden künstlich befestigten und dann, während ungefähr eines Monats verfolgten, wie viele vernichtet wurden und wie viele ausschlüpften. In Oxford war das Verhältnis dieser beiden Kategorien 55 : 4, in St.

[1]) Vgl. S. 92 Cramptons Prinzip der korrelativen Selectionsbasis.

Digitized by Google

Helens 259 : 119, oder anders ausgedrückt, in Oxford wurden 93 %, in St. Helens 68 % der Puppen getötet, und zwar hauptsächlich durch kleine Vögel. In den beiden Schweizer Orten dauerte die Beobachtung der Puppen nur wenige Tage, so daß die viel geringere Vernichtungsziffer, welche hier gefunden wurde, nicht einwandfrei ist. Es zeigte sich in England deutlich, daß die Beschaffenheit des Untergrundes bzw. die Sichtbarkeit der Puppe von größter Bedeutung sind. In Oxford schlüpften nur die 4 Puppen aus, welche an Nesseln befestigt waren, alle übrigen auf Rinde, Steinen usw. gingen zugrunde. In St. Helens betrug die Elimination der Puppen auf Zäunen, wo sie leicht ins Auge fallen, fast 92 %, hingegen auf Rinde 61 %, auf Mauern 54 % und zwischen Nesseln 57 %.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen zeigen deutlich, daß der Kampf ums Dasein sich bei manchen Arten und bei bestimmten Altersstufen sehr wohl analysieren läßt, und daß die von der Theorie geforderte hohe Eliminationsziffer in solchen Fällen direkt beobachtet worden ist.

Zusammenfassung. Es ist richtig, daß der in der freien Natur sich abspielende Kampf ums Dasein sich nie in allen Einzelheiten genau erkennen läßt. Dadurch wird aber die Selectionstheorie nicht erschüttert, denn Naturgesetze werden nicht durch Induktion, sondern durch Deduktion gewonnen. An den Tatsachen der Variabilität, des Geburtenüberschusses und des Kampfes ums Dasein ist nicht zu zweifeln, und aus ihnen folgt mit logischer Notwendigkeit, daß die Bestorganisierten überleben.

Zehnter Einwand:

Die Selectionslehre rechnet zu sehr mit dem Zufall und wird dadurch unwahrscheinlich und inexakt.

Dieser Einwand ist von fast allen Gegnern des Darwinismus erhoben worden. Nägeli kleidet ihn in die Worte (1884, S. 289): »Bezüglich der allgemeinen Bedeutung der Selectionstheorie ist die unbestimmte Wirkung unbestimmter Ursachen und die dem Zufall allzusehr überlassene Entscheidung durch die natürliche Zuchtwahl unserm wissenschaftlichen Bewußtsein weniger zusagend.« Krönig (1874, S. 109) persifliert die Selectionslehre, indem er Sabüchwinski, eine lustige erdichtete Person, durch einen dummen Tölpel an allen möglichen industriellen Erzeugnissen irgendwelche Abänderungen vornehmen und sie dann in den Handel bringen läßt. Er ist fest davon

Digitized by Google

überzeugt, daß er hiermit viel Glück haben wird, denn, sagt er sich, der Kampf ums Dasein kann nicht viel anders in der Industrie als in der Natur wirken, und ein Dummkopf muß immerhin noch mehr leisten als der blinde Zufall. Endlich sei noch die törichte Behauptung von Driesch (1905, S. 125) registriert, der Darwinismus sei die Theorie, durch Steinwürfe Häuser aufzubauen.

Um die Tragweite dieses Einwandes ermessen zu können, muß man sich darüber klar sein, daß die Worte »Zufall« und »zufällig« in sehr verschiedenem Sinne im allgemeinen Sprachgebrauche verwandt werden, und daß diese verschiedenen Bedeutungen wissenschaftlich nicht in gleichem Maße zulässig sind. Diese Worte werden im gewöhnlichen Leben etwa in der folgenden Weise angewendet:

1. Um ein zeitliches oder örtliches Zusammentreffen von Ereignissen oder Eigenschaften zu bezeichnen, die in keinem ursächlichen Zusammenhang stehen, oder bei denen dieser Zusammenhang wenigstens unbekannt ist und daher als nicht vorhanden gilt; z. B. wenn zwei Personen sich »zufällig« im Theater treffen; oder wenn ein Physiker die Elastizität zweier Körper untersucht, wobei es ihm gleichgültig ist, ob sie »zufällig« schwarz aussehen oder eine andre Farbe haben.
2. Im Sinne einer unbekannten Ursache oder eines unbekannten gesetzmäßigen Zusammenhangs. »Die Kugel schlug zufällig in das Fenster ein.« So spricht Darwin häufig von »spontaneous variations« und meint damit solche, deren Ursachen zurzeit nicht nachweisbar sind. Desgleichen redet der Statistiker von Zufall, wenn er das durchschnittliche Ergebnis von vielen Fällen übersehen, aber nicht den speziellen Fall beurteilen kann. Der Mai ist bei uns gewöhnlich ein schöner Monat, kann aber auch »zufällig« schlecht ausfallen.
3. Im Sinne der Wahrscheinlichkeitsrechnung bei sehr geringer Wahrscheinlichkeit; z. B. ist es »Zufall«, wenn jemand in der Lotterie das große Los zieht.
4. Im Sinne eines nicht notwendigen, nicht durch Gesetze bedingten Geschehens.

In dieser letzteren Auffassung ist der Zufall selbstverständlich für die Naturforschung ausgeschlossen, denn wie schon Demokrit sagte, »nichts geschieht zufällig, sondern alles aus einem Grunde und mit Notwendigkeit«. Trotzdem wird von Naturforschern und Philosophen oft dagegen gefehlt, natürlich nicht, weil sie sich dieser trivialen demokritischen Weisheit nicht bewußt wären, sondern aus

Digitized by Google

Mangel an präziser Ausdrucksweise[1]). Bei Kölliker (1872, S. 26) lesen wir z. B. von der Phylogenie: »Wenn dort (in der Embryologie) die Notwendigkeit regiert, so kann hier nicht der Zufall walten, und braucht es in der Tat gar keiner andern Erwägung, um zur Überzeugung zu gelangen, daß der Grundgedanke von Darwin, der alle Umwandlungen an die zufällige Entstehung nützlicher Varietäten kettet, ein verfehlter ist.« Weiter sagt z. B. Eimer (1888, S. 1 und fast ebenso 1897, S. XI): »Gerade wenn, wie ich anerkenne, die Grundsätze des Darwinismus im ganzen deshalb richtig sind, weil ihre Geltung gesetzmäßig nachgewiesen werden kann, war zu erwarten, daß Gesetzmäßigkeit sich auch in dem Punkte werde feststellen lassen, welchen Darwin dem Zufall preisgegeben hat.« Eimer meint hier Darwins unbestimmte Variabilität im Gegensatz zu seiner Transmutation nach wenigen bestimmten Richtungen. Wie man nun auch hierüber denken mag, es ist jedenfalls unrichtig von Eimer, Gesetzmäßigkeit und Zufall in Gegensatz zueinander zu stellen. Dasselbe gilt von E. v. Hartmann (1875, S. 155), welcher vom Darwinismus sagt, daß durch ihn »als allein entscheidender Faktor für das Zustandekommen der Zweckmäßigkeit der Zufall eingeführt, d. h. mit andern Worten auf eine Erklärung aus gesetzmäßig wirkenden Prinzipien verzichtet wird«. Noch in jüngster Zeit sprach er sich in demselben Sinne aus und betonte: »Gerade die zufällige Entstehung des Höheren aus dem Niederen ist ein Hauptpunkt, der den Darwinismus zu Fall gebracht hat.« Ebenso verfehlt ist der folgende Satz von Wigand (1874, S. 64): Die Selectionstheorie postuliert »als ihre wesentliche Voraussetzung notwendig eine Variabilität, welche nichts andres ist, als die Möglichkeit aller denkbaren Abänderungen, von denen die eine so gut als eine andre auftreten kann, von denen also jede rein zufällig erscheint. Mit dieser Einführung des Begriffs Zufall wird denn der Begriff Gesetzmäßigkeit und damit alle naturwissenschaftliche Erklärung abgeschnitten, denn für eine bestimmte Form, welche als das Werk des Zufalls, nicht aber als das notwendige Erzeugnis der Stammform erscheint, neben welcher vielmehr ebensogut alle möglichen andern hätten auftreten können, kann natürlich von einer Nachweisung derselben als gesetzmäßige Wirkung einer bestimmten Ursache keine Rede sein.« Es würde zu weit führen, alle Fehlschlüsse dieses Satzes zu analysieren,

[1]) Nur bei Cossmann (Elemente der empirischen Teleologie. Stuttgart 1899) scheint ein Mißverständnis vorzuliegen, denn er behauptet (S. 56), »daß der Gegensatz zu ‚Zufall' nicht ‚Kausalität' heißt, sondern ‚Notwendigkeit'.« Es ist klar, daß jedes kausale Geschehen zugleich auch ein notwendiges ist.

Digitized by Google

zu dem Wasmann (1904, S. 172) ein modernes Seitenstück liefert, wenn er schreibt: »Die Naturauslese vermag wohl Unzweckmäßiges auszumerzen, aber nicht Zweckmäßiges zu erzeugen. Daher bleibt bei ihr die Entstehung neuer nützlicher Abänderungen, die zur Bildung neuer Arten geführt haben soll, dem Zufall überlassen. Mit einer Zufallstheorie ist aber für die Erklärung der Gesetzmäßigkeiten in der Natur nichts anzufangen.« Ich will hier nur betonen, daß wenn man mit Darwin von einer unbestimmten zufälligen Variabilität spricht, damit nur gesagt ist, daß die Variationen bei den Individuen einer Art sehr verschiedenartig sind, sich bald an diesen, bald an jenen Organen, bald in hohem, bald in geringem Maße, endlich in den mannigfachsten Kombinationen äußern, so daß damit die Möglichkeit gegeben ist, daß sich eine Species nach verschiedenen phyletischen Richtungen hin weiter entwickeln kann, wie es gerade der Wechsel der äußeren Faktoren verlangt. Es ist aber selbstverständlich damit nicht gesagt, daß diese Variationen ohne Naturgesetze oder als Durchbrechungen derselben entstanden sind; jede einzelne hat ihre bestimmte Ursache, und »zufällig« bedeutet in dieser Verbindung nur so viel, wie »aus unbekannten Ursachen«. Deshalb ist es grundverkehrt, den Darwinismus, wie es immer wieder geschieht, als inexakt zu brandmarken, weil er »unter der Herrschaft des Zufalls« steht.

Für den ernsthaften Forscher kann der der Selectionslehre gemachte Vorwurf des »Zufalls« nur insofern in Betracht kommen, als damit eine zu geringe Wahrscheinlichkeit gemeint ist. Wenn es wahr wäre, daß der Darwinismus mit Faktoren von großer Unwahrscheinlichkeit operierte, so wäre er damit natürlich widerlegt. Wir werden also die diesbezüglichen Einwände gewissenhaft zu prüfen haben. Sie sind, soweit ich sehe, nach zwei Richtungen hin erhoben worden.

Unter-Einwand A: Es ist höchst unwahrscheinlich, daß bei der Vervollkommnung eines Organs stets die für die Selection jeweilig nötige Variation, d. h. die gerade wünschenswerte Anpassung vorhanden ist.

Das Bedenken lautet also, warum entstand immer zur richtigen Zeit die richtige Variation?

Wer solche Bedenken äußert, der spannt, ohne es zu merken, den Wagen vor das Pferd. Die Selection richtet sich nach der Variabilität, nicht umgekehrt diese nach jener. Ist die Variabilität groß, so hat auch die Selection eine große Auswahl, ist sie klein, so

Digitized by Google

stehen nur wenige Entwicklungsrichtungen offen, und genügen diese nicht den Anforderungen, welche der Kampf ums Dasein stellt, so stirbt die betreffende Art aus und vermehrt die lange Reihe erloschener Formen, von denen uns die Paläontologie Kunde gibt, um ein neues Glied. Die Erfahrung lehrt, daß im allgemeinen die Variabilität der Organismen eine sehr große ist, daß sie sich an allen Individuen einer Art und an den meisten Organen qualitativ und quantitativ in so ausgesprochener Weise zeigt, daß sie ohne komplizierte Untersuchungsmethoden sich leicht feststellen läßt, und daß kein Qualitätscharakter (Größe, Form, Farbe, Zahlenverhältnisse, Konstitutionskraft, Instinkte, Lebensgewohnheiten) auf irgend einer Lebensstufe vom Ei bis zum letzten Atemzuge von ihr ausgeschlossen ist. Dieser in der verschiedensten Weise und Kombination sich äußernden Variabilität ist es zuzuschreiben, daß jedes Individuum als solches in der Regel leicht von andern Individuen derselben Art zu unterscheiden ist. Daraus folgt, daß die individuelle Variabilität »unbestimmt« und »richtungslos«, oder besser ausgedrückt »vielseitig« ist, und daß in einem gegebenen Moment eine gerade wünschenswerte Abänderung bei einer Anzahl von Individuen einer volkreichen Art wohl immer vorhanden sein wird, falls eine solche überhaupt durch einen kleinen Fortschritt zustande kommen kann. Nun genügt es aber natürlich nicht, wenn eine erbliche Variation nur bei vereinzelten Exemplaren auftaucht, sondern für die Umbildung der Art kommt sie erst in Betracht, wenn sie bei so vielen Individuen sich zeigt, daß sie durch Kreuzung nicht verwischt wird, sondern sich erhält. Mit andern Worten, die Selection arbeitet, abgesehen von einigen durch zufällige Isolation begünstigten Ausnahmefällen, nicht mit Singular-, sondern nur mit Pluralvariationen oder Varietäten Dadurch schmilzt natürlich das Heer der Abänderungen, soweit sie für die Auslese in Betracht kommen, außerordentlich zusammen, und nur in diesem Sinne ist die Frage überhaupt berechtigt, ob man annehmen darf, daß zur rechten Zeit immer die rechte Varietät vorhanden war. Die Antwort kann nur lauten, sicherlich nicht immer; manche hoffnungsvolle Anlage wird im Keim oder auf halbem Wege stehen geblieben sein, aber in unendlich vielen Fällen wird die gewünschte Pluralvariation auch vorhanden gewesen sein, indem entweder dieselbe äußere Ursache gleichzeitig eine ganze Gruppe von Tieren abänderte, oder indem durch alternative (Mendelnde) Vererbung oder durch Isolationsmittel der verwischende Einfluß der Kreuzung vermieden und die Singularvariation zum Range einer Rasse erhoben wurde (siehe hierüber Kap. IV).

Digitized by Google

Wird bei einer Art der Kampf ums Dasein intensiver oder nimmt er eine neue Form an, so wird entweder eine Variation nötig sein, welche in einer Verstärkung (eventuell auch in einer Verminderung) einer schon vorhandenen Struktur besteht, also die schon vorhandene Variationsrichtung um einen Schritt fortsetzt, oder es wird eine ganz neue Abänderung bzw. eine ganz neue Leistung verlangt. Für jeden dieser zwei Fälle kennen wir ein Hilfsprinzip, welches es wahrscheinlich macht, daß unter einer großen Zahl von Individuen die erwünschte Variation auch vorhanden sein wird. Erbliche Plus- und Minusvarianten werden meistens nicht fehlen, weil die Erfahrung lehrt, daß »jeder Teil, welcher einmal variiert hat, meist in derselben Richtung fortvariiert« (Darwin, Var. II, S. 479). Darauf beruht ja gerade die Kunst des Züchters, daß er mit scharfem Auge jeden kleinen Fortschritt, welchen ihm die Natur bietet, bemerkt und zur Nachzucht auswählt.

Für den zweiten Fall, daß die Art sich vor eine ganz neue Schwierigkeit gestellt sieht, welche nur durch eine neue Leistung überwunden werden kann, darf nicht vergessen werden, daß derselbe Selectionswert, z. B. Schutz vor einem Raubtier, Widerstandsfähigkeit gegen die Gewalt der Brandung, häufig bei den Individuen einer Art durch verschiedene Eigenschaften erreicht werden, und daß derselbe Effekt durch verschiedene Mittel erzielt werden kann, was natürlich sein Auftreten wesentlich erleichtert. Vor einem Raubtier kann sich ein Individuum der verfolgten Art durch einen raschen Sprung, ein zweites durch feines Gehör, ein drittes durch Scharfsichtigkeit retten. Wallace (1893) führt mit Recht aus, daß es für eine Giraffe bei einer Hungersnot nur darauf ankam, möglichst hoch reichen zu können, und daß hierzu verschiedene Mittel dienen konnten, ein langer Hals, lange Beine oder eine lange Zunge, die auch wechselseitig sich eventuell ergänzten. Die auf diese Weise überlebenden Individuen werden dann später durch Kreuzung ihre Eigenschaften aufeinander übertragen und so einen Durchschnittstypus hergestellt haben, der für jene drei Organe einen kleinen Fortschritt im Vergleich zu früher darstellte. Säugetiere können sich auf verschiedene Weise vor Fliegen schützen, durch dichten Pelz (Bären), durch reflektorisches Zucken der Hautmuskulatur (Pferd), durch einen Schwanz mit Endquaste (viele Huftiere), durch einen langen und seitlich beweglichen Hals, mit dem das Tier bis an die Hinterschenkel reichen kann (Guanaco), endlich durch Augenlider und lange, bewegliche Ohren, welche die Fliegen von den besonders gefährdeten Augen verscheuchen. Diese

Digitized by Google

Insektenschutzmittel spielen eine wesentliche Rolle im Habitus vieler Säuger und gestatten daher den Rückschluß, daß bei ihrer Entstehung Selection im Spiele war. Es können aber hierbei gleichzeitig mehrere Mittel in Betracht gekommen sein, etwa beim Guanaco ein dichter Pelz und ein langer Hals. Für Schnecken, welche in der Gezeitenzone leben, ist es unbedingt erforderlich, daß sie Mittel besitzen, um der vollen Gewalt der Brandung widerstehen zu können. Dieses erreichen manche Arten durch geringe Körpergröße, welche ihnen erlaubt, sich in Ritzen und Vertiefungen des Gesteins einzuzwängen, die meisten jedoch durch Ausbildung eines kräftigen Saugfußes und einer niedrigen, dachförmigen, nicht gedrehten Schale, welche der Unterlage angepreßt wird und über welche das Wasser hinweggleitet, ohne einen starken Druck ausüben zu können. So z. B. bei Patellen, Fissurellen, Chitonen, *Concholepas*, *Siphonaria*, *Gadinia*, Calyptraeen und andern. Bei der Auslese konnten also gleichzeitig diese drei Momente in Betracht kommen, aber es genügte, wenn das betreffende Individuum eins derselben in ausreichendem Maße besaß. Ich lasse hier noch einige Beispiele folgen, welche zeigen, wie verwandte Arten denselben Selectionswert durch verschiedene Mittel erreichen, denn wir können hieraus schließen, daß auch die Individuen derselben Art häufig den gleichen Gefahren im Kampfe ums Dasein auf Grund verschiedener Eigenschaften entgehen. Dadurch wird die Wahrscheinlichkeit erheblich größer, daß eine jeweilig erwünschte Variation auch vorhanden ist. Derartige differente Charaktere werden später durch Kreuzung der Individuen zu einem Mischtypus[1]) führen, oder sie werden, wenn der Wettbewerb im Laufe der Zeit immer schärfere Formen annimmt, eine Spaltung in Varietäten bzw. Arten mit verschiedener Lebensweise bewirken oder endlich untereinander in direkte Konkurrenz treten. Die guten Flieger unter den Vögeln haben sämtlich lange Flügel, indem entweder der Unterarm sich vornehmlich vergrößert (Kuckuck,

[1]) Hilgendorf fand z. B. bei der Untersuchung des Steinheimer *Planorbis multiformis*, daß die hohe var. *trochiformis* sich in die niedrige var. *oxystomus* verwandelt, wobei drei Schalencharaktere sich veränderten: die Höhe der Schale, die Form der Umgänge, welche gerundet wurde, und das Peristom, welches einen Saum erhielt. Diese drei Merkmale traten aber zuerst bei verschiedenen Individuen auf und wurden erst allmählich durch Kreuzung auf alle übertragen, denn man findet in der Übergangsschicht die verschiedensten Kombinationen, oder, um Hilgendorfs eigne Worte anzuführen: »Exemplare mit einer noch gut entwickelten Spira, aber mit schon ganz gerundeten Umgängen, andre schon ganz scheibenförmig, aber noch sehr deutlich kantig usw., kurz alle möglichen Zusammenstellungen.«

Digitized by Google

Ziegenmelker, Taube) oder die Hand (Seeschwalbe, Kolibri, Turmschwalbe) oder der Oberarm (Schwan)[1]). — Während *Tapirus americanus* wie die meisten Säuger durch Niederschlagen des oberen Augenlids die Fliegen von der Cornea verscheucht, erreicht *Tapirus indicus* denselben Effekt durch starke Rotation des Bulbus. — *Elephas africanus* ergreift sehr kleine Gegenstände mit beiden Rüsselfingern, während der Indier das Vorderende des Rüssels seitlich auf den Boden auflegt, den Gegenstand zwischen die Hautfalten einklemmt, ihn so empor hebt und dann erst in die Rüsselspitze hineinfallen läßt. — POULTON[2]) hat an mehreren Beispielen gezeigt, daß bei Mimikry derselbe Effekt auf sehr verschiedene Weise erzielt wird. Die glasartige Durchsichtigkeit der Flügel wird z. B. hervorgerufen bei der Heliconidengattung *Menthona* durch bedeutende Verkleinerung der Schüppchen, bei der Danaide *Ituna ilione* durch Ausfall der meisten Schuppen, bei *Castnia linus* var. *heliconoides* durch Pigmentmangel der an Größe und Zahl unveränderten Schuppen, bei der Pieride *Dismorphia crise* durch Verkleinerung der Schuppen und beim Nachtfalter *Hyelosia heliconoides* durch Pigmentmangel und geringere Zahl der Schuppen.

Ich möchte noch an einem speziellen Beispiel erläutern, daß die Selectionslehre selbst bei Erklärung der kompliziertesten passiven Anpassungen nicht mit Unmöglichkeiten und Unwahrscheinlichkeiten rechnet, falls wir nur annehmen, daß die betreffenden Bildungen sehr langsam im Laufe ungezählter Generationen entstanden sind. Es mag gleichzeitig zur Erläuterung eines dritten Prinzips dienen, welches uns verständlich macht, warum in so vielen Fällen im entscheidenden Moment eine Vervollkommnung eintritt, und welches ich kurz nennen will die Vielseitigkeit der Verbesserungsmöglichkeit. Stellt der Kampf ums Dasein an ein Organ erhöhte Anforderungen, so gibt es in der Regel mehrere Wege, die zu vermehrter Leistungsfähigkeit führen: ein Auge kann sich in den Retinazellen oder in der Form der Linse oder in den Augenmuskeln vervollkommnen, eine Extremität in der Stärke der Muskeln oder in der Articulation der Knochen usw. Häufig werden sogar gleichzeitig viele derartige Verbesserungsmöglichkeiten existieren, und damit steigt die Chance, daß wenigstens eine derselben vorhanden ist, wenn der Kampf ums Dasein die Art hart bedrängt. Während in der Ontogenie eines Organs eine ganz bestimmte Linie eingehalten

---

[1]) Siehe MARSHALL, W., Der Bau der Vögel S. 71.
[2]) Siehe WEISMANN 1902. I, S. 119.

Digitized by Google

wird, die vom Einfachen zum Komplizierten führt, ist das nicht der Fall in der Phylogenie, sondern hier setzen die Verbesserungen bald an diesem, bald an jenem Element ein. Als ein spezielles Beispiel wähle ich jene wunderbaren Geschöpfe, die den Eindruck der beiden organischen Naturreiche gleichsam in sich vereinigen, die Blattschmetterlinge. Wer die frappante Ähnlichkeit zum ersten Male sieht, welche zwischen der Unterseite der Flügel der Gattung *Kallima* (Fig. 8) und einem toten Blatte besteht und die sich nicht nur auf die Färbung, sondern auch auf die Form und auf manche Details (Mittelrippe, Seitenrippen, Pilzflecke) erstreckt, dem mag es schwer fallen, sie allein auf Selection zurückzuführen. Und doch ist zurzeit keine andre Erklärungsweise möglich. Das Wienersche Prinzip der Farbenphotographie durch Körperfarben (1895), welches manchmal (Eimer 1898, S. 476 u. 481) herangezogen wird, versagt vollständig, denn erstens kann man nicht annehmen, daß der Schmetterling im Puppenstadium durch die Puppenhülle hindurch auf seinen Flügeln die Färbung der Umgebung annimmt, er müßte also ursprünglich diese Übereinstimmung als Imago erworben haben; zweitens ist es undenkbar, daß er sich als fertiger Schmetterling mit zusammengeschlagenen Flügeln zwischen zwei vollständig identischen welken Blättern so gesetzt haben sollte, daß die rechte und linke Unterseite dasselbe Photogramm erhielten; drittens mußten die Flügel nach dem Ausschlüpfen sich zunächst einmal mit Luft füllen und sich ausspannen, und wenn sie so farbenempfindlich waren, so mußten sie hierbei die Färbung der jeweiligen Umgebung, die doch nicht immer ein totes Blatt war, annehmen; viertens erstreckt sich die Ähnlichkeit auch auf die Form, und wenn Selection diese umgestaltete, so ist nicht einzusehen, weshalb sie nicht auch die Farbe beeinflußt haben sollte; und fünftens wäre, wie Weismann (1902, I, S. 168) mit Recht betont, nicht zu verstehen, warum denn solche Farbenphotographie sich nur auf Tiere erstreckte, die davon Nutzen haben, und nicht auch auf viele Formen, für die eine sympathische Färbung gleichgültig ist. Es scheint mir auch nicht schwer zu sein, sich die Wirkungsweise der Selection vorzustellen, wenn man im Auge behält, daß es bei den Vorfahren der *Kallima* immer mehrere Mittel gab, um in einem gegebenen Zeitpunkte die Ähnlichkeit mit einem welken Blatte zu erhöhen. Bei einer Anzahl von Individuen änderte sich die Form etwas in der gewünschten Richtung, bei andern der Grundton der Färbung, bei einer dritten Gruppe traten Spuren der Mittelrippe auf, bei einer vierten Andeutungen der Seitenrippen. Alle derartig bevorzugten Individuen blieben erhalten und erzeugten

Digitized by Google

durch Kreuzung einen Mischtypus. Indem dieser Prozeß durch viele Generationen hindurch andauerte, und die sich langsam steigernde Scharfsichtigkeit der Verfolger (Vögel, Eidechsen) eine immer strengere Auslese hervorrief, entstand schließlich jene fast wie ein Wunder erscheinende Übereinstimmung zwischen Blatt und Schmetterling. Diese wurde also nach meiner Auffassung nicht, wie Eimer und neuerdings auch Weismann meinen, dadurch hervorgerufen, daß zuerst etwa die Grundfarbe, dann die Mittelrippe, dann die Seitenrippen eine nach der andern auftraten. Bei einer derartigen »orthogenetischen« Entwicklung wäre es kaum verständlich, warum immer die gerade notwendige höhere Stufe sich bei einer großen Anzahl von Individuen gleichzeitig eingestellt haben sollte. Diesen direkten Weg, den etwa ein Maler bei der Zeichnung einer *Kallima* benutzen würde, können die blind waltenden Kräfte der Natur nicht eingeschlagen haben. So wie unsre Athleten dieselben komplizierten gymnastischen Übungen verrichten, obwohl sie in Größe, Körperform, Kraft, Schnelligkeit der Auffassung u. a. mehr erheblich voneinander differieren, so erreichten auch die Vorfahren der *Kallima* durch wechselnde Mittel, indem bald die Form, bald die Grundfarbe, bald die Zeichnung etwas blattähnlicher wurde, die jeweilig nötige Höhe der Anpassung und verschmolzen diese dann mehr oder weniger zu einem Mischtypus.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, dieses Paradebeispiel der Mimikry- und Selectionslehre in andrer Weise verständlich zu machen. Am eingehendsten hat sich Eimer (1897, S. 98 bis 128) mit der »Entstehung der Blattähnlichkeit bei den Schmetterlingen« beschäftigt und ein ganzes Kapitel seiner »Orthogenesis« dieser interessanten Frage gewidmet. Er gibt zu, daß die Blattähnlichkeit allmählich entstanden ist, indem die Vorderflügel sich vorn zu der Blattspitze und die Hinterflügel sich hinten zum Blattstiel auszogen und indem einzelne Binden der ursprünglichen Grundzeichnung der Tagschmetterlinge stärker hervortraten. Fig. 29 ist dem Eimerschen Werk entlehnt worden und zeigt von *Megalura berania* die als primitiv gedeutete zehnbindige Zeichnung, die, nebenbei bemerkt, von manchen Schmetterlingskennern anders aufgefaßt wird. Wie man sieht, laufen die Binden III und IV hier parallel. Bei *Kallima inachis* (Fig. 30) hingegen treten sie so zusammen, daß sie die Mittelrippe des Blattes bilden. Den Grund hierfür sieht Eimer darin, daß sich die Vorderecke des Vorderflügels in eine Spitze ausgezogen hat, indem der zwischen III und IV gelegene Flügelteil außen bedeutend in die Breite wuchs, nach innen zu aber

Digitized by Google

im Wachstum zurückblieb. Diese Erklärung ist sehr wenig einleuchtend, denn wenn durch ein solches Wachstum auch III und IV am Rande voneinander entfernt wurden, so wurden sie doch dadurch nicht in der Mitte zur Berührung gebracht, und auch der eigentümliche Knick von IV wird hierdurch nicht erklärt. Ebensowenig wird durch ein partielles Wachstum des Vorderrandes der Hinterflügel die auf diesen eingetretene Verschmelzung der beiden Binden verständlich. Weiter bleiben noch die Entstehung des Blattstiels und die Rückbildung der übrigen Binden der primitiven Zeichnung für die Erklärung übrig. Selbst wenn wir mit Eimer und mit Fischer

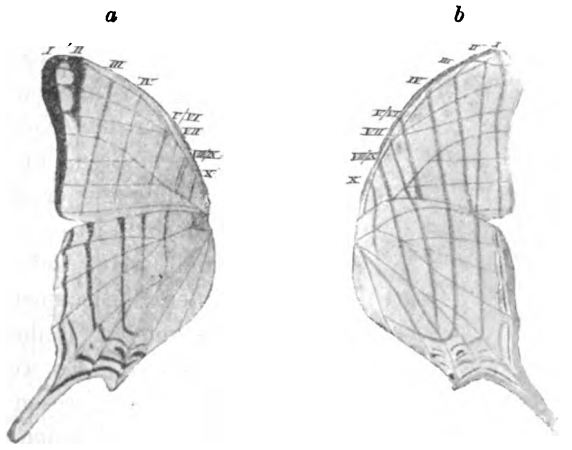


Fig. 29. *Megalura berania* (*a* Oberseite, *b* Unterseite) nach Eimer 1897 S. 98.

(1902, S. 478) annehmen, daß das Auswachsen der Vorderflügelspitze durch orthogenetischen, d. h. also durch einen während vieler Generationen andauernden Wärmereiz verursacht wurde, so ist es unverständlich, wie ein derartiger einfacher Faktor die verschiedenen Elemente der Flügel auf der Unterseite (Form, Grundfarbe und Binden) gerade so umgestalten sollte, daß sie das Bild eines toten Blattes täuschend nachahmen und das alles gerade bei einem Waldschmetterling, der diese Art der Verkleidung sehr gut brauchen kann. Denn selbst wenn er sich ab und zu zwischen grüne Blätter setzt, so bleibt er unauffällig, weil am lebenden Ast sehr oft das eine oder das andre Blatt einmal abstirbt. Das Küstengestein der Koralleninseln wird durch die Brandung sehr oft zu bizarren Zacken ausgewaschen. Wenn dabei einmal die genaue Figur eines Menschen entsteht, so spricht man von Zufall. Wenn sich dieser Vorgang aber massenhaft abspielen würde, so daß man eine Galerie

Digitized by Google

von Statuen vor sich zu haben glaubte, so wäre es klar, daß der einfache Faktor der Brandung zur Erklärung nicht ausreichte, sondern ein zweites Moment im Spiele wäre, welches die Kräfte der Brandung so regulierte, daß immer menschenähnliche Figuren dabei entständen. Wie in diesem Bilde, so kommen wir auch bei der *Kallima* mit der Orthogenese, d. h. mit dem Hinweis auf äußere Faktoren als Ursache der Variationen, nicht aus. Solche äußere Reize sind selbstverständlich vorhanden gewesen und werden von niemandem geleugnet. Sie bestanden zweifellos in einer komplizierten Kette von Temperatur-, Feuchtigkeits- und andern Reizen, die in einer ganz bestimmten Reihenfolge nacheinander das Keimplasma beeinflussen mußten, um einen Blattschmetterling zu erzeugen. Aber gerade deshalb ist es unwahrscheinlich, daß alle Individuen eines werdenden Blattschmetterlings dieser bestimmten Reihenfolge ausgesetzt waren. Es werden immer nur einzelne gewesen sein, und erst dadurch, daß der regulierende Einfluß der Selection hinzukam und diese einzelnen allein zur Fortpflanzung kommen ließ, wird das Endresultat verständlich. Bei manchen Schmetterlingen besteht eine unvollkommene Blattähnlichkeit, indem bald die Flügel nicht die richtige Form haben oder die Mittelrippe unrichtig gestellt oder ungenügend ausgebildet ist (siehe die afrikanische *Kallima rumia*, Fig. 31). Hierin liegt der beste Beweis dafür, daß äußere Faktoren allein nicht ausreichen, um eine vollständige Imitation zu erzielen, und wir müssen annehmen, daß diese Arten anderweitig geschützt sind und daher eine Selection blattähnlicher Individuen nicht stattfand. Man darf bei diesen Erörterungen nicht vergessen, daß die Mimikry eine weitverbreitete Erscheinung ist (siehe Fig. 8, wo auch das »wandelnde Blatt« und die »Stabheuschrecke« abgebildet sind). Existierte bloß die *Kallima inachis* in der Natur, so könnte man

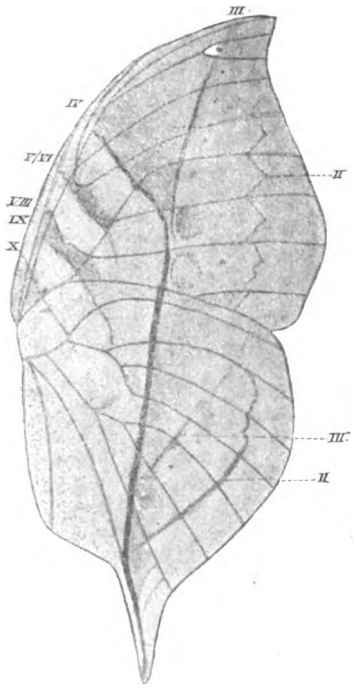


Fig. 30. *Kallima inachis* (Unterseite) nach Eimer 1897, S. 102.

Digitized by Google

sich mit der Annahme zufrieden geben, daß der Zufall hier geherrscht habe, wie der Pilatus zufällig die Form eines Gesichts in der Ansicht von Luzern aus zeigt. Mag auch vielfach auf diesem Gebiet übers Ziel hinausgeschossen worden sein, so sind Mimikryfälle doch so häufig, daß sie einer naturwissenschaftlichen Erklärung bedürfen, und diese kann bei nüchterner Überlegung nur in dem Selectionsprinzip gefunden werden. Neuerdings hat ein andrer Entomologe (Piepers 1902 und ausführlicher 1903, S. 261 und 1907) einen energischen Feldzug eröffnet gegen die Erklärung der Mimikry durch Selection, wobei er ganz in Eimerschen Bahnen wandelt. Färbung und Zeichnung der Schmetterlingsflügel sind nach ihm das Resultat einer orthogenetischen Evolution, und zwar gehen alle einzelnen Elemente eines *Kallima*-Flügels unabhängig voneinander ihre eignen gesetzmäßigen Bahnen. Erstaunt fragt der Leser, wie denn trotzdem ein solcher mit Lebensweise und Umgebung harmonierender Effekt entstehen konnte, und erhält darauf die Antwort (S. 350): »Der Zufall allein kann solch ein Zusammentreffen zustande bringen«. Es entbehrt nicht einer gewissen Komik, daß ein enragierter Gegner der Selectionslehre sich an denselben Rettungsanker »Zufall« anklammert, der sonst immer den Darwinisten zum Vorwurf gemacht wird. In diesem Falle bedeutet der Zufall so viel wie Verzicht auf jede Erklärung.

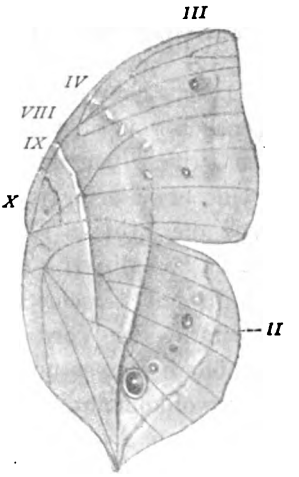


Fig. 31. *Kallima rumia* nach Eimer 1897, S. 100, Fig. 25.

Es würde nicht schwer sein, noch an andern Beispielen zu erläutern, daß für eine zu einer gegebenen Zeit erwünschte Verbesserung einer Anpassung den Individuen einer Art nicht selten verschiedene Wege offen stehen, wodurch natürlich die Wahrscheinlichkeit, daß derartige Anpassungen entstehen konnten, sich entsprechend vergrößert. Ein Punkt aber darf nie vergessen werden, daß immer die Variabilität das erste, die Auslese das zweite ist. Traten keine Variationen auf, so erfolgte kein Fortschritt, und wenn der Kampf ums Dasein zu intensiv war, so starb die betreffende Art aus. Streng genommen ist also die Frage: wie war es möglich, daß zur rechten Zeit die rechten Variationen sich einstellten? überhaupt verkehrt gestellt und daher einer richtigen Beantwortung nicht

Digitized by Google

zugängig. Man kann nur sagen: ist eine komplizierte Anpassung durch Selection hervorgerufen worden, so kann es auch nie an den vom Kampf ums Dasein gerade geforderten Abänderungen gefehlt haben.

Unter-Einwand B: Es ist höchst unwahrscheinlich, daß bei der Umwandlung eines komplizierten Organs bzw. eines ganzen Körperabschnittes oder bei der Vervollkommnung von Wechselanpassungen die zahlreichen hierbei notwendigen Abänderungen sich annähernd gleichzeitig einstellen, so daß ein harmonisches Zusammenspiel der Einzelvariationen möglich ist (Coaptationsproblem).

Dieser Einwand, der wie der vorige von vielen Forschern, namentlich von Spencer, Wigand und Nägeli erhoben worden ist, ist im Prinzip von dem Einwand A nicht verschieden, sondern stellt nur eine erweiterte, vervielfältigte Form desselben dar. Er betrifft erstens die vielen Einzelabänderungen, die erforderlich sind, wenn ein kompliziertes Organ (etwa ein Auge) oder ein ganzer Körperabschnitt mit verschiedenen Organen und Geweben (z. B. der Hals der Giraffe, der Vorderkörper des Elches) bei derselben Art auf eine höhere Anpassungsstufe gehoben werden sollen, und zweitens die Vervollkommnung der Wechselanpassungen zwischen verschiedenen Arten oder den Geschlechtern derselben Art. Als Beispiele der letzteren nenne ich die Blumenkelche und die Rüssel der die Befruchtung vermittelnden Insekten, die männlichen und die weiblichen Copulationsorgane vieler Tiere, z. B. der Papilioniden, die Anpassungen der myrmecophilen und termitophilen Tiere an ihre Wirte, diejenigen der symbiotischen (parasitischen oder mutualistischen) Arten an ihre Träger und bei Mimikry der imitierenden Species an die geschützte. Wenn bei derartigen in Wechselbeziehung zueinander stehenden Arten die eine abändert, so muß es in der Regel auch die andre. Es ergibt sich daraus die Frage: wie ist in allen solchen Fällen eine Coaptation (Coordination), d. h. eine harmonische Abänderung der zu einer physiologischen oder biologischen Leistung zusammenwirkenden Teile, mögen sie in einem Individuum sich finden oder auf zwei sich verteilen, möglich? Wie kommt es, daß, wenn das Geweih des Riesenhirsches größer und größer wird, die Schädelknochen sich verdicken und das Nackenband und die Vorderbeine kräftiger werden (Spencer)? Bei der allmählichen Vergrößerung des Giraffenhalses mußte das ganze

Digitized by Google

Skeletsystem und damit auch viele innere Organe in Mitleidenschaft gezogen werden. Hunderte von kleinen Abänderungen waren notwendig. Wie kam es, daß sie alle gerade in der wünschenswerten Weise sich vollzogen? Wenn die Blumen sich aus irgend einem Grunde verlängerten, so mußten auch die Insekten längere Rüssel erhalten, um die am Grunde der Kelche befindlichen Nektarien erreichen zu können. Gleichzeitig mußte sich auch der Saugapparat des Oesophagus verändern. Wie kam es, daß diese Umänderungen bei zwei ganz verschiedenen Organismen, bei einem Tier und einer Pflanze, sich pari passu vollzogen?

Es ist klar, daß eine theoretische Schwierigkeit erst dann vorliegt, wenn die abändernde Art gleichzeitig eine größere Anzahl von bestimmten Variationen darbieten muß, damit die betreffende Anpassung zustande kommt, denn nur in der Gleichzeitigkeit des Auftretens zahlreicher Abänderungen liegt die Unwahrscheinlichkeit. Hierbei brauchen wir freilich unter »gleichzeitig« nicht bloß an eine Generation zu denken, sondern können diesen Begriff auf einige aufeinander folgende Generationen ausdehnen, da ja das Aussterben einer Art nie innerhalb einer Generation stattfindet. Das Coaptationsproblem liegt aber nicht vor wenn die einzelnen Elemente der Anpassung (z. B. einer Schutzfärbung) in ihrem Auftreten unabhängig voneinander waren, also keine feste Reihenfolge einzuhalten brauchten und sich über einen langen Zeitraum verteilen konnten, denn mit der Länge der Zeit wächst die Wahrscheinlichkeit des Auftretens, und es liegt ferner nicht vor, wenn nur einige wenige Abänderungen verlangt werden, denn eine ausgiebige Variabilität wird auch hierfür sorgen können. Die simultane harmonische Abänderung zahlreicher Elemente bildet demnach das Problem.

Um jene Bedenken zu heben, haben Darwin (Var. II, S. 381) und Wallace auf die Haustiere verwiesen, als die besten Beweise dafür, daß solche Coaptationen möglich sind. Ein Windhund, eine Bulldogge, ein Dachshund, eine Tümmlertaube, ein Rennpferd haben einen langen Weg zahlreicher Abänderungen der verschiedensten Organe zurücklegen müssen, ehe sie ihre jetzige Form annahmen, und alle diese Variationen sind doch so nacheinander aufgetreten, daß nie die Lebenskraft irgendwie gefährdet war, denn ganz schwächliche Tiere würde der Mensch nicht zur Nachzucht verwandt haben. Bei der künstlichen Züchtung sind demnach Coaptationen im ausgiebigsten Maße möglich, und fraglich kann also nur sein, ob auch in der Freiheit gleich günstige Bedingungen vorhanden sind. Diese

Digitized by Google

Frage muß schon a priori bejaht werden, denn der Mensch selbst ist nicht imstande, irgendwie das Auftreten der Coaptationen zu erleichtern oder zu beschleunigen; er kann sie nur erhalten, wenn sie einmal da sind, und hierzu ist der Kampf ums Dasein auch befähigt, falls es sich um coaptive Variationen von vitaler Bedeutung handelt. Der einzige Unterschied würde demnach der sein, daß der Mensch jeden noch so geringfügigen Fortschritt, die Natur nur selectionswertige Stufen derartiger simultaner Abänderungen erhalten kann. Damit ist aber noch nichts darüber gesagt, auf welchem Wege dieses Ziel erreicht wird.

Für die Beurteilung dieses Problems ist es von größter Bedeutung, welchen Standpunkt man in der **Vererbungsfrage** einnimmt, ob man

I. somatogene (siehe Einleitung, S. 8) Erwerbungen mit Lamarck, Darwin, Spencer, Haeckel und vielen andern für erblich hält, oder

II. mit Weismann, Wallace, de Vries als nicht übertragbar ansieht.

I. Sehr viele Coaptationen oder gleichsinnige Abänderungen betreffen Organe und Gewebe, welche durch Gebrauch gestärkt oder durch Nichtgebrauch geschwächt werden, und sind die Wirkungen solcher funktionellen Reize erblich und gehen sie, wenn auch nur zum geringen Teile auf die Nachkommen über, so bereiten derartige Fälle dem Verständnis keine Schwierigkeiten. Wurde z. B. aus irgend einem Grunde das Geweih des Riesenhirsches größer und schwerer, so übte es einen Reiz auf die Stirnknochen aus und veranlaßte eine Verdickung derselben. Der stärkere Zug des Nackenbandes wirkte in derselben Weise auf die Processus spinosi der Wirbelsäule, und die Muskulatur des Halses und der Vorderextremitäten wurde durch das größere Gewicht des Kopfes mehr in Anspruch genommen und deshalb stärker ausgebildet. Alle diese kleinen individuell erworbenen Variationen gingen zum geringen Bruchteile auf die nächste Generation über, und so entstand nach einer gewissen Zeit ein Geschlecht von Riesenhirschen, bei dem von Geburt an alle Teile in Harmonie standen. Spencer hat in seinen Schriften dieses Beispiel, ferner dasjenige des Halses der Giraffe und der Umwandlung eines laufenden Säugetiers in ein springendes mit großem Nachdruck hervorgehoben, um daraus den Schluß zu

Digitized by Google

ziehen, daß sie ohne die Annahme der Übertragbarkeit somatogener Eigenschaften nicht erklärbar seien und der Weismannsche Standpunkt daher aufgegeben werden müsse. In dem gleichen Sinne haben sich immer und immer wieder die amerikanischen Lamarckianer, unter denen die Paläontologen prävalieren (Cope, Ryder, Osborn, Hyatt, Dall) geäußert. Osborn (1892, S. 556) führt z. B. aus, daß allein beim Menschen ungefähr 20 Organe sich in progressiver und 30 in regressiver Entwicklung befinden, was natürlich involviert, daß zahlreiche Elemente in Umwandlung begriffen sind. »Aber die Chancen sind Unendlichkeit zu eins dagegen, daß eine solche (passende) Kombination stattfindet, wenn nicht die Variationstendenzen reguliert und bestimmt werden, wie die Lamarckianer annehmen, durch die Vererbung der individuellen Tendenzen.« 1891 (S. 211) sagt er mit Bezug auf die Ergebnisse der Paläontologie: »die erdrückende Majorität von Variationen, die in den fossilen Reihen beobachtet werden, tritt auf längs den Linien des Gebrauchs und Nichtgebrauchs«. Das Charakteristische dieser Auffassung liegt also darin, daß nach ihr somatogene Eigenschaften im Laufe der Generationen zu blastogenen werden können.

II. Im Gegensatze hierzu rechnen Weismann, Wallace und ihre Anhänger nur mit Eigenschaften blastogenen Ursprunges, leugnen aber natürlich nicht, daß die Übung manches angeborene, kleine Defizit während des Lebens auszugleichen vermag. Je mehr Elemente in einem gegebenen Falle harmonisch abändern müssen, um so mehr Individuen werden geboren werden, welche den Anforderungen nicht genügen und die zugrunde gehen. Komplizierte Coaptationen werden nur durch eine sehr intensive Auslese, durch ein sehr großes, in manchen Fällen vielleicht enorm hohes Verlustkonto erkauft werden. Erleichtert wird diese Auffassung durch folgende Momente, welche das Vorhandensein der erwünschten Kombinationen von Variationen wahrscheinlich machen:

1. die simultane korrelative Variabilität, also die Tatsache, daß Organe, welche zusammen funktionieren, sehr häufig in gleichem Sinne abändern. Werden z. B. zwei Extremitätenknochen länger, so verlängern sich auch die zugehörigen Muskeln, da die Ansatzstellen derselben sich nicht verändern. Ebenso werden die Nerven und Blutgefäße länger. Zahlreiche Beobachtungen der Züchter bestätigen, daß jedem Organismus bis zu einem gewissen Grade ein Selbstregulierungsvermögen innewohnt, welches ein harmonisches Wachsen und Variieren zusammengehöriger Teile bewirkt. Wird eine Pflanze in sehr stark gedüngten Boden versetzt, so kann sie zu riesiger

Digitized by Google

Größe anwachsen, wobei alle Teile sich proportional verändern, also der Habitus der gleiche bleibt. Läßt man Insektenlarven hungern, so entstehen sehr kleine geschlechtsreife Formen, aber alle Organe zeigen das richtige Größenverhältnis. Die einzelnen Organe sind also gleichsam aufeinander abgestimmt und nehmen in ihrem Wachstum aufeinander Rücksicht. Ich habe diese Form der organischen Zweckmäßigkeit oben (S. 13) als »Einheitlichkeit der Organisation« bezeichnet, während Darwin (Var. II, S. 335) sie die »coordinierende Kraft der Organisation« nennt. Fehlt dieses Vermögen einmal einem Individuum, so wird dasselbe sofort zum Krüppel und wird dann durch die Selection ausgemerzt. Verlängerte sich also bei den Giraffen der Hals, so darf man annehmen, daß wenigstens bei vielen Individuen alle Teile desselben daran partizipierten, wobei natürlich kleine individuelle Unterschiede nicht fehlten. Vergrößerte sich das Geweih des Riesenhirsches, so kam die hierzu nötige Vermehrung an Kalksalzen allen Schädelknochen zugute, d. h. der ganze Schädel wurde entsprechend fester. Wie diese Fähigkeit causal aufzufassen ist, läßt sich zurzeit noch nicht sicher entscheiden, aber ich halte es für unrichtig, darin eine mystische vitalistische Kraft zu sehen, sondern begnüge mich mit der Tatsache, daß entweder die Teile eines Organs oder Körperabschnittes in der Regel auf denselben Nahrungsstrom angewiesen sind, oder daß ein stärker wachsendes Element auf seine Umgebung durch Druck oder Zug einen Reiz ausübt, woraus gleichsinnige Variationen resultieren müssen. Nach dieser Auffassung braucht also nur ein Element infolge blastogener Variation stärker zu wachsen, damit die Nachbarelemente somatogen und gleichsinnig beeinflußt werden. Weiter kann man sich vorstellen, daß die Determinanten eines Organs im Keimplasma zusammenliegen und durch denselben Reiz alle adäquat verändert werden, was dann eine harmonische erbliche Variation aller Elemente des Organs bewirken wird. Oder wir acceptieren den Gedankengang, welchen Holmes (1904) in einem interessanten Aufsatz ausgeführt hat, daß die Teile eines Organismus gegenseitig voneinander abhängig sind, weil jeder die Reize oder die Tätigkeit der andern nötig hat. Wächst ein Element in exzessiver Weise, so schädigt es damit die Nachbarelemente, und deren Rückbildung wirkt dann wieder hemmend auf die eigne Entwicklung. Im Sinne des Vitalismus braucht also jedenfalls die simultane korrelative Variabiltität nicht ausgelegt zu werden.

2. nehmen jene Forscher, wie auch Darwin (Var. II. S. 252—255) an, daß viele harmonische Abänderungen allmählich ent-

Digitized by Google

standen sind, so daß der Selection Zeit verblieb, bald dieses, bald jenes Anpassungselement zu verbessern. Dann handelt es sich natürlich nicht mehr um das Coaptationsproblem in dem oben definierten Sinne, sondern es liegt der sub A. diskutierte Fall in vielfacher Wiederholung vor, und es können die dort besprochenen Erklärungsprinzipien herangezogen werden. Bei der allmählichen Vergrößerung des Hirschgeweihes blieb vielleicht zuerst eine entsprechende blastogene Verstärkung der Nackenmuskeln aus, wurde aber statt dessen durch Übung erworben. Die Gebrauchswirkung läßt sich jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte steigern, und es mußte also schließlich ein Moment kommen, wo das schwere Geweih bloß von solchen Tieren getragen werden konnte, die durch blastogene Variation die erforderlichen Nackenmuskeln erhalten hatten. Alle übrigen wurden ausgemerzt. Diese Annahme einer sehr langsamen Vervollkommnung läßt sich für viele komplizierte aktive Organe machen, und für diese trifft dann jener Einwand nicht zu. Sie gilt aber auch für manche passive Anpassungen, denn wie das oben (S. 140) ausführlich besprochene Beispiel der *Kallima* zeigt, brauchen auch bei diesen die verschiedenen Elemente der Anpassung nicht immer simultan entstanden zu sein.

Weismann (1902 II, S. 95 ff.) hat das Coaptationsproblem zu einem Prüfstein seiner Vererbungslehre gemacht, und obwohl ich auf diese erst später ausführlich eingehe, so sei dieser Punkt seiner Argumentation hier vorweg genommen. Er sieht einen schwerwiegenden Beweis gegen die Lamarcksche Auffassung in solchen Coaptationen, die an rein passiv wirkenden Organen beobachtet werden, bei denen also eine Gebrauchswirkung ausgeschlossen ist. Sie können nur durch Selection entstanden sein, und wenn es sicher ist, daß auf diesem Wege komplizierte passive Coaptationen gebildet worden sind, so meint er, ist nicht einzusehen, warum nicht die aktiven den gleichen Ursprung haben sollten. Solche harmonische Anpassungen passiv funktionierender Teile findet Weismann auf zwei großen Gebieten, nämlich in den mannigfachen Anpassungen des Chitinskelets der Arthropoden und in dem Bau der fortpflanzungsunfähigen Arbeiterinnen von Bienen und Ameisen. Hinsichtlich der letzteren bin ich mit Weismann überzeugt, daß ihre morphologischen und instinktiven Anpassungen nur durch Selection zu erklären sind, denn jene treten erst an den Imagines nach der letzten Häutung auf, so daß also Gebrauchswirkungen ausgeschlossen sind, und die zweckmäßigen Handlungen müssen auf Instinkten und damit auf Selection beruhen, weil die jungen Bienen von den alten nicht lernen und

Digitized by Google

keine Tradition bei ihnen vorkommt (s. von Buttel, 1900, S. 74). Da die Staaten der sozialen Insekten aber zweifellos sehr allmählich entstanden sind (s. von Buttel, 1903), so werden auch ihre Anpassungen Schritt für Schritt erworben worden sein, und für das eigentliche Coaptationsproblem scheiden sie daher aus. Betreffs des zweiten Gebietes, der zahllosen Anpassungen des Arthropodenskelets, scheint mir Weismann aber zu weit zu gehen, wenn er die Möglichkeit einer Gebrauchswirkung völlig bestreitet. Betrachten wir uns seine Beispiele etwas genauer. Nach Weismann ist das Chitinskelet so starr und dick, daß es durch Muskelzug oder äußere mechanische Einflüsse nicht verändert werden kann. Treten neue Zähne, Borsten, Stacheln und dergleichen an ihm auf, so bilden sie sich vor dem Abwerfen der alten Haut und fangen erst an zu funktionieren, wenn sie nach beendeter Häutung hart geworden sind. »Stets mußten die Abänderungen in der phyletischen Entwicklung durch Keimesvariationen veranlaßt werden, die die Abänderung in dem betreffenden Lebensstadium von innen heraus bewirkten. Der abgeänderte Teil aber konnte erst funktionieren, nachdem er bereits fest und unveränderlich geworden war.« Hiergegen ist zunächst zu sagen, daß das Chitin keineswegs immer so dick und fest ist, daß äußere Reize nicht auf die Hypodermis einwirken und diese zu vermehrter Ausscheidung oder zur Resorption anregen könnten. Die Elytre eines Käfers oder eine dicke Hummerschere mögen als starr gelten, aber sie stellen Ausnahmen dar und ändern nichts daran, daß das Chitin im allgemeinen einen gewissen Grad von Nachgiebigkeit besitzt. In der Hauptsache hängt die Umbildungsfähigkeit aber nicht von der Stärke oder Weichheit des Panzers, sondern davon ab, ob die Hypodermis durch äußere oder innere Reize so beeinflußt werden kann, daß sie bei der nächsten Häutung ein verändertes Produkt erzeugt, und diese Möglichkeit scheint mir unbestritten zu sein. Wird die Hypodermis durch Muskelzug von innen oder wiederholte Druckstöße von außen oder sonst irgendwie gereizt, so verändern sich ihre Zellen, und die Folge wird sein, daß bei der nächsten Häutung die Chitinausscheidung in veränderter Form erfolgt. Gleichmäßiger Druck und Druckstöße bewirken vermutlich eine intensivere Secretion, daher eine Verdickung des Panzers, während solche Partien der Epidermis, welche, wie an den Gelenken oder am *Pagurus*[1])-Hinter-

[1]) Der Hinterleib der Bernhardkrebse ist prall mit Blutflüssigkeit gefüllt, und die Haut wird daher durch diesen inneren Druck ausgedehnt und bleibt dünn. Przibram faßt diese Erscheinung als ein Drucködem auf, weil die An-

Digitized by Google

leib in der Schneckenschale, häufig gedehnt werden, weniger secernieren und daher zu einer dünnen Chitinschicht führen. Bei den Crustaceen mit ihren wiederholten Häutungen können auf diese Weise sehr viele Anpassungen, welche sich in der Form der Gelenke und Glieder, in Scheren mit Zahnhöckern und dergleichen äußern, im engsten Anschluß an die Funktion und teilweise durch diese hervorgerufen worden sein. Damit soll nicht gesagt sein, daß Selection nicht auch hierbei mitgewirkt hat. Die mechanischen Ursachen, die beim Gebrauch entstehenden Reize sind bei weitem nicht vielseitig genug, um die riesige Fülle von Stacheln, Haken und andern Bildungen und ihre meist symmetrische Anordnung auf beiden Seiten zu erklären, welche an den Extremitäten und am Körper der Krebse zu beobachten sind. Aber Gebrauch und Lebensweise können die Grundform der betreffenden Gliedmaße geschaffen haben, und das feinere Detail, die kleinen Verteidigungsstacheln an den exponierten Punkten, die Bürsten zum Abputzen des Sandes und dergleichen sind dann durch Selection auf Grund der individuellen Variabilität hinzugefügt worden. — Bei den Insekten sind solche Anpassungen, die erst bei der Imago auftreten, wie die Stridulationsapparate der Ameisen und Heuschrecken und die Putzscharte der Bienen (Fig. 32), nur durch Selection zu erklären. Hierin stimme ich mit Weismann vollständig überein. Aber niemand kann behaupten, daß es sich hierbei stets um komplizierte Einrichtungen handelt, und wenn sie kompliziert sind, so bleibt erst zu zeigen, daß ihre Elemente gleichzeitig aufgetreten sein müssen und nicht nacheinander erworben werden konnten. Sie bestehen häufig nur aus einigen wenigen Elementen und konnten daher ohne Schwierigkeit durch Selection harmonisch abgeändert werden, denn bei einer individuenreichen Art wird es nie an Tieren mit einer Kombination günstiger Variationen gefehlt haben. Die übrigen von Weismann erwähnten Beispiele befriedigen aber keines-

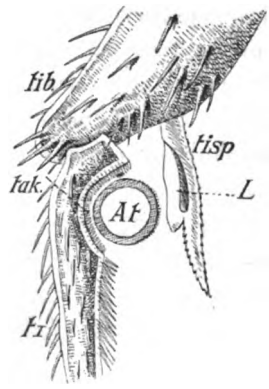


Fig. 32. Putzscharte am Bein einer Biene (Nomada). Das Ende der Tibia (*tib*) trägt einen Sporn (*tisp*) mit einem Lappen *L*. *At* Querschnitt des Fühlers, welcher zur Reinigung in eine Vertiefung des ersten Tarsalgliedes (*tl*) gedrückt und hier hin und her gezogen wird. *tak* Kamm der Vertiefung. (Nach Weismann 1902, II, Fig. 102.)

schwellung nachläßt und die Segmentierung deutlicher wird, wenn die Tiere ohne Gehäuse gehalten werden (Centralbl. f. Phys. 18, 1905, S. 681—82). Bei solchen Tieren bleibt aber der Hinterleib auch nach späteren Häutungen asymmetrisch eingerollt, und seine Anhänge bleiben rudimentär.

Digitized by Google

wegs. Beim Grabbein der *Gryllotalpa* (Fig. 33) ist Gebrauchswirkung nicht ausgeschlossen, denn schon die Larven graben, und während der successiven Häutungen kann eine partielle Erhärtung bzw. Umgestaltung an den mechanisch gereizten Partien eintreten. Hingegen kann die verbreiterte und gezackte Schiene eines *Ateuchus* nur durch Selection erklärt werden, weil hier die Anpassung erst bei der Imago auftritt; aber auch hier handelt es sich um eine recht einfache Anpassung. Die Behauptung Weismanns, daß bei den Insektenflügeln »die Art der Aderung in genauem Zusammenhang mit der Funktion des Flügels steht«, bleibt noch zu beweisen. Das Gegenteil scheint mir richtiger zu sein, denn wir treffen die guten Flieger ebensosehr an unter den Arten mit engen Maschen (Libellen) wie mit weiten (viele Hymenopteren, Sphingiden). Abgesehen von der nötigen Muskulatur scheint es nur anzukommen auf eine große, aber nicht

Fig. 33. Maulwurfsgrille, *Gryllotalpa vulgaris*. Vorderbeine mit Grabschaufel. (Nach Schmarda.)

zu breite Form des Flügels und auf Festigkeit, um dem Luftdruck gewachsen zu sein. Ob diese Festigkeit aber durch wenige starke Adern oder durch zahlreiche schwächere erzielt wird, ist gleichgültig. Es bewahrheitet sich hier wieder der schon oben erörterte Satz, daß häufig derselbe Selectionswert durch verschiedene Mittel erreicht werden kann. Aus diesen Gründen kann man das Flügelgeäder der Insekten unmöglich als ein Beispiel für eine passive Coaptation ansehen. Ebensowenig brauchbar ist das nächste Weismannsche Beispiel, die Schutzzeichnung eines Schmetterlingsflügels, denn diese entstand ganz allmählich im Laufe von vielen Generationen, indem die einzelnen Elemente relativ unabhängig voneinander auftraten, wie ich dies oben (S. 139, 140) für den *Kallima*-Flügel geschildert habe. Günther (1904, S. 197) weist auf die Mundteile einer Mücke hin, bei der mindestens acht Teile in gleichsinniger Weise umgeändert seien und sieht darin einen ebenso komplizierten Vorgang wie er sich bei den Coaptationen des Riesenhirsches abspielte. Das ist meines Erachtens eine arge Übertreibung. Beim Mückenrüssel sind die typischen Mundteile und der Hypopharynx der Insekten einfach alle in die Länge gestreckt worden, vermutlich dadurch, daß der ganze

Digitized by Google

Determinantenkomplex des Rüssels im Keimplasma von demselben Reiz getroffen wurde (vgl. S. 148). Dies ist eine sehr einfache Veränderung im Vergleich zu der Umgestaltung des ganzen Vorderkörpers und des ganzen Ernährungsapparates beim Riesenhirsch.

Wir gelangen somit zu dem Resultat, daß alle passiven Anpassungen, welche als echte Coaptationen angesehen werden müssen, einfacher Art sind und sich nicht an Kompliziertheit messen können mit vielen aktiven Coaptationen, z. B. mit den harmonisch zusammenwirkenden Teilen des Wirbeltierskelets. Es tritt uns hier ein bedeutsamer Unterschied zwischen passiven und aktiven Anpassungen entgegen, auf den ich im Kapitel über Vererbung zurückkommen werde.

Ich habe im vorstehenden zu zeigen versucht, welche Schwierigkeiten das Problem der Coaptationen darbietet, und daß eine Entscheidung, ob sie nur mit Hilfe der Selection zu erklären sind oder ob auch den Lamarckschen Faktoren des Gebrauchs bzw. Nichtgebrauchs in gewissen Fällen ein bestimmender Einfluß einzuräumen ist, noch aussteht.

Welche von diesen beiden Auffassungen hat nun die größere Wahrscheinlichkeit für sich, diejenige von Darwin und den Lamarckianern oder diejenige der Ultradarwinisten Weismann und Wallace? Zunächst sei hervorgehoben, daß beide in wichtigen Punkten übereinstimmen. Auch die Lamarckianer können die Selection nicht vollständig beseitigen, denn erstens ist sie für die passiven Anpassungen unentbehrlich und zweitens wirken Übung und funktionelle Reize auf verschiedene Individuen sehr verschieden ein, wie jeder weiß, der sich in einer Turnhalle oder einer Radfahrlehrbahn etwas umgesehen hat. Es wird auch unter den Giraffen immer solche gegeben haben, deren Hals zwar die nötige Länge hatte, denen aber sonst irgend eine notwendige Coaptation fehlte, z. B. die für rasche Bewegungen erforderliche Stärke der Beinmuskulatur, und die diese auch nicht durch Übung erreichten. Drittens müssen auch die Lamarckianer mit der simultanen korrelativen Variation rechnen, denn in jedem Körperabschnitt finden sich Organe, die durch funktionellen Reiz nicht in der gewünschten Richtung sich abändern lassen. Verlängerte sich z. B. die Halswirbelsäule der Giraffe, während der Oesophagus und die Trachea an diesem Längenwachstum sich nicht beteiligten, so konnte ein irgendwie beträchtliches Mißverhältnis nicht durch bloße Dehnung dieser Organe und auch nicht durch die Schluck- oder Atembewegungen ausgeglichen werden. Ferner werden auch die Lamarckianer eine langsame Vervollkommnung

Digitized by Google

zugeben und den Satz anerkennen, daß derselbe Selectionswert oft durch verschiedene Mittel erreicht werden kann.

Der Gegensatz der Meinungen ist also nicht so groß, wie gewöhnlich angenommen wird. Es steht fest, daß die Selection für die Erklärung nicht zu entbehren ist, und daß nur darüber die Ansichten auseinander gehen können, welchen Wirkungskreis man ihr zugestehen will. Direkt beweisen läßt sich zurzeit weder, daß Gebrauchswirkungen im Laufe der Generationen erblich werden, noch daß dies nicht möglich ist. Im ersteren Falle hat die Selection einen relativ geringen Einfluß, und die Zahl der auszumerzenden Tiere war klein, im letzteren übte sie eine entscheidende Wirkung aus, und das Verlustkonto eliminierter Individuen war groß. Spencer und die Lamarckianer sind im Unrecht, wenn sie glauben, die Weismannsche Auffassung ernstlich erschüttert zu haben. Die Annahme einer sehr hohen Eliminationsziffer bereitet nicht die geringste Schwierigkeit, da ja bei allen Organismen die Zahl der abgesetzten Keime sehr viel höher ist als die der geschlechtsreifen Exemplare; ja man könnte hierin eher ein Moment sehen, welches für Weismann spricht. Eine völlig sichere Entscheidung in dieser Streitfrage ist demnach allein durch die Coaptation nicht möglich. Ich persönlich glaube, daß somatogene Eigenschaften erblich sein können, und zwar aus Gründen, welche in dem Kapitel IV erörtert werden sollen. Die Natur verfügt also nach meiner Meinung über zwei große Hilfsmittel bei der Artbildung, die sich vielfach gegenseitig in die Hände arbeiten, Zuchtwahl und Vererbung funktioneller Abänderungen.

Wenn nun schon die Frage nach der Entstehung der Coaptationen innerhalb einer Art dem Selectionisten keine ernstlichen Schwierigkeiten bereitet, so ist dies in noch geringerem Maße der Fall mit den Wechselanpassungen. Diese verhalten sich nicht wesentlich verschieden von den gewöhnlichen Anpassungen an irgend einen variablen Faktor der äußeren Existenzbedingungen. Wenn die Temperatur eines Landes sich ändert, z. B. kälter wird, so ändern sich damit zahlreiche Anpassungen, und wenn die Blüten sich verlängern, so müssen auch die Insektenrüssel größer werden, indem nur diejenigen Insekten erhalten bleiben, welche zufällig, d. h. aus unbekannten Ursachen, so lange Rüssel besitzen, daß sie noch die Nektarien erreichen. Nägeli (1884, S. 150) erhebt hiergegen den Einwand: »Wurden nun die Blumenröhren bei einigen Pflanzen länger, so war

Digitized by Google

die Veränderung nachteilig, weil die Insekten beim Besuche derselben nicht mehr befriedigt wurden und daher Blüten mit kürzeren Röhren aufsuchten; die längeren Röhren mußten nach der Selectionstheorie wieder verschwinden. . . . Die gleichzeitige Umwandlung der beiden Organe aber wird nach der Selectionstheorie zum Münchhausen, der sich selbst am Zopfe aus dem Sumpf zieht.« Dieser Einwand wird dadurch hinfällig, daß anfangs viele Insekten mit kürzeren Rüsseln die verlängerten Blumen besuchten und, ohne selbst befriedigt zu werden, doch deren Befruchtung vermittelten, denn hierzu genügt schon eine Berührung der Staubfäden und Stempel. Da außerdem die statistischen Untersuchungen über die Verbreitung der individuellen Variationen zu dem fast ausnahmslosen Resultat gekommen sind, daß immer zahlreiche Fälle etwas über bzw. unter dem Durchschnitt stehen, so kann es auch nie an Rüsseln gefehlt haben, die bei langsamer Verlängerung der Blütenröhren stets noch eben bis zum Grunde reichten, so daß also derartige Individuen nicht gezwungen waren, ihre Lebensgewohnheiten zu ändern. Für das allmähliche Wachstum der Blumen muß man natürlich irgend eine äußere Ursache (Klima, Bodenbeschaffenheit) annehmen, die orthogenetisch wirkte, d. h. deren Wirkungen von Generation zu Generation sich häuften bis zu einer gewissen Grenze hin. Die Umwandlung der Insekten hingegen erfolgte pari passu durch Selection. Weitere Einzelheiten über diesen Fall von Wechselanpassungen findet der Leser bei Jäger (1874, S. 101 ff.), welcher Wigand in vortrefflicher Weise ad absurdum führt. Auf andre Fälle gehe ich nicht ein, weil sie keine Schwierigkeiten machen, wenn man annimmt, daß die eine der aneinander angepaßten Arten zuerst sich langsam verändert und die andre nachfolgt. Dasselbe gilt auch für den Fall, daß das eine Geschlecht im Copulationsapparat oder in der Keimzelle abändert und das andre nachfolgen muß. Geschieht diese Abänderung langsam, so wird die Variabilität des andern Partners stets ihr zu folgen vermögen.

Zusammenfassung. Der Darwinismus ist eine »Zufallstheorie« d. h. er rechnet mit den bei den Individuen einer Art »zufällig« vorhandenen Variationen. Die Verwendung dieses unentbehrlichen Begriffs des Zufalls ist durchaus berechtigt, denn es wird damit nur angedeutet, daß die natürlichen Ursachen des Auftretens der verschiedenen Variationen unbekannt sind. Es ist selbstverständlich, daß solche natürliche Ursachen in jedem Falle vorhanden waren. Daher ist der Vorwurf nicht berechtigt, daß der Darwinismus

Digitized by Google

die Erkenntnis der Naturgesetze verhindere oder gegen sie verstoße.

Hingegen ist die Frage wohl berechtigt, ob zufällige Variationen nicht unwahrscheinlich, d. h. so selten in ihrem Auftreten sind, daß mit ihnen nicht operiert werden darf. Hieraus ergeben sich die zwei Einwände:

A) es ist unwahrscheinlich, daß immer gerade diejenige Abänderung vorhanden ist, durch welche der Kampf ums Dasein siegreich überwunden werden kann. Hiergegen ist folgendes zu sagen:

1. die Beobachtung lehrt, daß innerhalb der meisten Arten ein überraschender Reichtum der verschiedensten Variationen jederzeit vorhanden ist; es besteht also Vielseitigkeit der Variabilität;
2. derselbe Selectionswert kann häufig durch verschiedene Mittel erreicht werden;
3. für die meisten Organe bestehen gleichzeitig mehrere Verbesserungsmöglichkeiten.

Diese drei Gesichtspunkte entkräften jenen Einwand für viele Fälle. Im übrigen ist zuzugeben, daß die Variabilität oft nicht genügte, und daß dieser Umstand eine der Ursachen war, weshalb in früheren Erdperioden zahllose Arten ausgestorben sind.

B) es ist unwahrscheinlich, daß bei der phyletischen Umgestaltung ganzer Körperabschnitte (Giraffenhals) oder komplizierter Wechselanpassungen (Bienenstaat) die verschiedenen Organe bzw. Individuen immer gleichzeitig harmonisch abänderten (Coaptationsproblem).

Hierauf ist folgendes zu erwidern: Die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften räumt zwar die Schwierigkeit für die Coaptationen aktiver Organe hinweg, versagt aber bei den nicht minder häufigen, jedoch fast immer weniger komplizierten passiven Anpassungen. Sie kann daher nicht als universelles Erklärungsprinzip gelten. Als solche kommen in Betracht:

1. die simultane korrelative Variabilität, welche durch Beobachtung sichergestellt, in ihrem eigentlichen Wesen freilich noch dunkel ist;
2. die Annahme, daß in dem speziellen Falle die jetzt harmonisch zusammenwirkenden Anpassungselemente nicht gleichzeitig aufzutreten brauchten, sondern nach und nach erworben werden

Digitized by Google

konnten (*Kallima*, Arbeiter der Bienen und Ameisen). Dann liegt nicht das Coaptationsproblem vor, sondern der Fall gehört in die Kategorie A.

Die Coaptationen sind nicht geeignet, mit Sicherheit in der Vererbungsfrage für oder gegen Weismann zu entscheiden, denn nach beiden Auffassungen ist die Entstehung von Coaptationen möglich. Jedoch ist die harmonische Abänderung zahlreicher Merkmale vom Lamarckschen Standpunkt aus bedeutend leichter zu verstehen und kann daher als ein indirektes Zeugnis zugunsten der Vererbung somatischer Variationen angesehen werden. Wird die Vererbung erworbener Eigenschaften geleugnet, so muß man mit einer erhöhten Eliminationsziffer rechnen, was ohne Bedenken geschehen kann. In diesem Punkte sind daher die Lamarckianer vielfach in ihrer Kritik zu weit gegangen.

II. Kapitel:

Die Formen des Kampfes ums Dasein und der Auslese.

Darwin hat, wie er ausdrücklich betont, den Ausdruck »Kampf ums Dasein« im weitesten Sinne gebraucht, um die ganze Abhängigkeit eines Organismus von den äußeren Existenzbedingungen, den belebten wie den unbelebten, damit zu bezeichnen. So sagt er (Entstehung, S. 84): »Ich will vorausschicken, daß ich diesen Ausdruck in einem weiten und metaphorischen Sinne gebrauche, unter dem sowohl die Abhängigkeit der Wesen voneinander, als auch, was wichtiger ist, nicht allein das Leben des Individuums, sondern auch Erfolg in bezug auf das Hinterlassen von Nachkommenschaft einbegriffen wird. Man kann mit Recht sagen, daß zwei hundeartige Raubtiere in Zeiten des Mangels um Nahrung und Leben miteinander kämpfen. Aber man kann auch sagen, eine Pflanze kämpfe am Rande der Wüste um ihr Dasein gegen die Trockenheit, obwohl es angemessener wäre, zu sagen, sie hänge von der Feuchtigkeit ab.«

Diese weite Auffassung des Kampfes ums Dasein ist vielfach getadelt worden, aber, wie mir scheint, sehr mit Unrecht, denn

Digitized by Google

nur so ist es möglich, die verschiedenartigen Faktoren zusammenzufassen, welche auf die Organismen in der Natur züchtend einwirken, d. h. im Laufe der Generationen eine Vervollkommnung, eine immer weiter gehende Steigerung[1]) der Merkmale hervorrufen. So meint z. B. Haeckel (1898, S. 142), diese Bezeichnung sei »vielleicht in mancher Beziehung nicht ganz glücklich gewählt, und würde wohl schärfer gefaßt werden können als ‚Mitbewerbung um die notwendigen Existenzbedürfnisse‘«, und in der »Generellen Morphologie« (1866, S. 239, 240) drückt er dies so aus: »Der wirkliche Kampf ums Dasein kann nur ein Wettkampf zwischen verschiedenen Organismen sein, welche um die Erlangung derselben Existenzbedürfnisse ringen.« Er stimmt in dieser Hinsicht einmal ausnahmsweise überein mit Wigand, welcher schreibt (1874, S. 99): »Hätte man anstatt des zweideutigen Ausdrucks ‚Kampf ums Dasein‘ den Ausdruck ‚Wettkampf‘ oder ‚Konkurrenz‘ eingeführt, so wäre man nicht in Versuchung gekommen, so oft ganz verschiedene Dinge zu verwechseln.« Wie schon Jäger (1874, S. 72) auseinandergesetzt hat, ist diese Auffassung kaum ein Fortschritt zu nennen. Richtig ist ja natürlich, daß eine Selection nur möglich ist, wenn viele Individuen gleichzeitig von derselben Gefahr bedroht oder von demselben Bedürfnis geleitet werden. Wenn eine einzige Pflanze am Rande der Wüste gegen die Trockenheit ankämpft, so fehlen selbstverständlich individuelle Differenzen und damit die Möglichkeit der Auslese. Aber diese Pflanze kann sich verändern, und zwar vielleicht direkt zu ihrem Vorteile, d. h. sie kann aus eigner Kraft den Schädlichkeiten widerstehen, z. B. eine dickere Oberhaut erwerben. In diesem Falle ist sie indirekt durch den Kampf ums Dasein, direkt durch ihr Reaktionsvermögen umgezüchtet worden. Hat sie durch Selbstbestäubung sich vermehrt, so kann in der zweiten Generation sich dieser Prozeß wiederholen, d. h. die Tochterpflanzen erhalten ohne Mitwirkung einer Selection eine noch stärkere Cuticula, und so fort, bis schließlich die Zahl der Individuen so groß wird, daß unter ihnen der Konkurrenzkampf mit Selection beginnt. Es ist sicherlich wünschenswert einen allgemeinen Ausdruck zu haben, der diese zwei Fälle umfaßt, Umwandlung mit oder ohne Selection, oder, anders ausgedrückt, Anpassung durch Auslese oder durch direkte Bewirkung. Wenn ferner in einer kalten Winternacht zahlreiche Pflanzen einer Art erfrieren, während andre erhalten bleiben, weil sie widerstandsfähiger sind, so kann man nur in ganz übertragenem Sinne von einer »Mitbewerbung«

[1]) Was unter »Steigerung« zu verstehen ist, ist S. 47 dargelegt worden.

Digitized by Google

um Wärme, aber sehr wohl von einem Kampf um die Existenz reden. Die Pflanzen befinden sich in einem solchen Falle, wie in vielen andern, einfach in der Defensive und hindern sich gegenseitig nicht, während ein Wettkampf oder eine Konkurrenz doch dem gewöhnlichen Sprachgebrauch zufolge immer eine gegenseitige Beeinflussung bedeutet. Endlich lassen sich unter dem allgemeinen Begriff »Kampf ums Dasein« auch die Fälle subsummieren, in denen durch große physische Gewalten eine Massenvernichtung stattfindet, die dann weiter wirkt auf den Konkurrenzkampf der durch Zufall Überlebenden, während sie in den speziellen Begriff des Wettbewerbes sich nur gezwungen einreihen lassen. Noch weniger sagt mir Pfeffers (1894, S. 6) Vorschlag zu, den »Kampf ums Dasein« durch »Anstrengung um die Güter des täglichen Lebens« zu ersetzen, wie er denn auch wohl schwerlich durch einen kürzeren, allumfassenderen Ausdruck zu ersetzen sein wird.

Der Kampf ums Dasein ist ein Zustand, in dem jeder Organismus sich mehr oder weniger befindet, ähnlich dem Zustande, in dem in den Kulturstaaten die Arbeiter in dem Kampfe um die Verbesserung ihrer wirtschaftlichen Lage gegenwärtig stehen. Es gibt also streng genommen in der Natur ebenso viele Kämpfer ums Dasein, wie es Organismen gibt. Diese Kämpfe sind für die Forschung von der größten Bedeutung, weil durch sie die Anpassungen, wenn auch nicht alle, so doch zum größten Teile hervorgerufen werden. Sie verdanken ihre Entstehung entweder der Wechselwirkung der physikalischen und chemischen Naturkräfte (Temperatur, Feuchtigkeit, Trockenheit, Strömungen der Luft und des Wassers, Bodenbeschaffenheit usw.), insofern diese die Existenz der Organismen gefährden, oder der Wechselwirkung der Organismen, indem der Geburtenüberschuß eine beständige Übervölkerung und damit eine kontinuierliche Konkurrenz veranlaßt. Im ersten Falle, in dem Kampf der Organismen gegen die unbelebten Naturgewalten, braucht nicht notwendigerweise Selection mitzuwirken, damit eine Vervollkommnung der Organisation erfolgt, sondern, wie wir soeben an einem Beispiel sahen, sind Fälle denkbar, wo allein durch die den Organismen innewohnenden Reaktionsmöglichkeiten die zweckmäßige Veränderung erfolgt. Derartige Anpassungen kann man direkte nennen, im Gegensatz zu den indirekten, welche erst mit Hilfe der Selection auf Grund der individuellen Variabilität zustande kommen. Darwin hat die Möglichkeit der Existenz direkter Anpassungen (z. B. daß der dichte Pelz vieler Polartiere direkt durch die Kälte hervorgerufen sein kann) nie geleugnet, aber wie nicht anders von dem Entdecker

Digitized by Google

des Selectionsprinzips zu erwarten war, sie ganz zurücktreten lassen hinter den indirekten. Die Frage, wieviel von der Zweckmäßigkeit der Organismen auf Konto der direkten und wieviel auf das der indirekten Anpassungen fällt, ist außerordentlich schwer zu beantworten und soll erst im letzten Kapitel (V, 3) bei Besprechung der Tragweite des Selectionsprinzips erörtert werden. In dem zweiten Gebiet des Kampfes ums Dasein (Wechselwirkung der Organismen) sind meines Wissens direkte Anpassungen nicht mit Sicherheit nachgewiesen, derart etwa, daß alle Individuen einer Art, die mit einem für sie total neuen Parasiten infiziert wird, sofort in ausgesprochen zweckmäßiger Weise reagieren. Es mag dies aber daran liegen, daß dieses Gebiet der experimentellen Variabilität noch nicht genügend gepflegt ist, denn a priori ist es nicht wahrscheinlich, daß ein solcher Unterschied vorhanden ist.

Für das Resultat der natürlichen Zuchtwahl hat H. Spencer die kurze treffende Formel des »Survival of the Fittest«, Überleben des Passendsten, gebraucht, die sich übrigens auch schon bei Darwin (Ursprung. Kap. IV, am Schluß) findet. Gulick (1890, S. 329) erweitert dieselbe, indem er das entscheidende Moment, die Nachkommenschaft, mit hineinzieht, und definiert die natürliche Zuchtwahl als »the exclusive propagation of those better fitted to the natural environment through the failure to propagate of the less fitted«. Weniger glücklich ist der von Bailey (1896, S. 97) eingeführte Ausdruck: »Survival of the Unlike« (Überleben des Ungleichen), denn hierin liegt nur das Divergenzprinzip der natürlichen Zuchtwahl, daß nämlich diejenigen Individuen, welche von ihren Genossen und Eltern möglichst verschieden sind, die meiste Aussicht haben, unbesetzte Plätze im Haushalt der Natur anzutreffen, es fehlt aber darin der wichtigere Hinweis auf die Anpassungen, und außerdem genügt zur Anwartschaft auf das Überleben nicht jede Veränderung, sondern nur eine solche, die entweder eine Verbesserung einer schon vorhandenen Bildung darstellt oder neue unbesetzte Plätze durch eine Neubildung ausnutzt.

Bei Darwin finden wir keine scharfe Gliederung der verschiedenen Formen der Auslese, wie er überhaupt kein Freund rein logischer und theoretischer Erörterungen, in denen es auf möglichste Präzision der Begriffe ankommt, gewesen zu sein scheint. Er liebte es mehr, die ganze Fülle der Tatsachen für sich sprechen zu lassen. Es hat deshalb nicht an Versuchen gefehlt, diesem Mangel abzuhelfen. Ich bespreche am Schluß dieses Kapitels anhangsweise die von Askenasy, Gulick, Kassowitz und Weismann gegebenen Über-

Digitized by Google

sichten und stelle hier ein System der Selection auf, welches sich mit einigen Modifikationen an Lloyd Morgan (1890, S. 78ff.) anschließt. Da die Selection in der Natur stets dadurch zustande kommt, daß ein Teil der Individuen eliminiert wird, so ist es zweckmäßig, bei der Einteilung hiervon auszugehen und zu unterscheiden:

Natürliche Elimination.

I. Katastrophale Elimination, Massenvernichtung durch übermächtige Faktoren ohne Rücksicht auf individuelle Organisationsunterschiede.

II. Personalelimination, Vernichtung einzelner Individuen auf Grund unvollkommener Anpassung. Ihr Resultat ist die natürliche Zuchtwahl, das Überleben der im Kampf ums Dasein bestausgerüsteten Individuen. In einzelnen Fällen können Tierkolonien oder sogar ganze Tierstaaten (Bienen) untereinander konkurrieren wie einzelne Individuen (Cormal-Elimination).

1. Elimination durch unbelebte Gewalten (klimatische Faktoren, Krankheiten mit Ausschluß der infektiösen). Es siegt die stärkere Konstitution = Konstitutionalkampf. Dieser Kampf ist ganz unabhängig von der Zahl der Individuen und kann in der schroffsten Form auch bei Unterbevölkerung auftreten.
2. Elimination durch belebte Feinde, welche einer andern Art oder Varietät angehören, einschließlich Parasiten, Bakterien = Interspezial- oder Intervarietalkampf.
3. Elimination durch die Artgenossen = Intraspezialkampf, Wettbewerb um Nahrung, Raum, Gelegenheit zur Fortpflanzung (sexuelle Selection).

I. **Die katastrophale Elimination** von Individuen ohne Rücksicht auf die Qualität ihrer Organisation, ist eine überaus häufige Erscheinung in der Natur. Sie tritt ein bei Gefahren von so übermächtiger Gewalt und Größe, daß auch die bestangepaßten Artgenossen ihnen nicht gewachsen sind. Lloyd Morgan bezeichnet sie als »indiscriminate destruction« (wahllose Vernichtung) und Plötz (1895, S. 45) nennt ihre Ursachen »non-selectorische Schädlichkeiten«. Sie findet statt in zwei ziemlich verschiedenen Formen.

Digitized by Google

a) Als simultane Massenvernichtung zahlreicher Individuen durch große physische Gewalten (Überschwemmungen, Wolkenbrüche, Stürme, Strömungen, Erdbeben, Präriebrände usw.) oder durch Organismen von unendlich überlegener Kraft (z. B. wenn ein Wal Tausende von Pteropoden überschluckt oder ein Schleppnetz am Boden des Meeres dahin fährt). In allen solchen Fällen sind die individuellen Organisationsunterschiede belanglos, eine Rettung ist höchstens die Folge zufälliger Situationsvorteile (Wolff).

b) Als häufig wiederkehrende Einzelvernichtung, wenn Eier, Jugendformen oder reife Geschöpfe zufällig in so ungünstige Bedingungen geraten, daß jede Möglichkeit das Leben zu erhalten ausgeschlossen ist. Dieser Fall tritt bei einer Art um so häufiger ein, je komplizierter der Entwicklungsgang ist und je mehr er eine Kette von bestimmten aufeinander folgenden Bedingungen voraussetzt, die nur in den seltensten Fällen einmal zufällig zusammentreffen. So z. B. wenn das Ei des Leberegels, welches mit dem Kot der Schafe nach außen wandert, in Süßwasser geraten muß, um sich zur Flimmerlarve entwickeln zu können, und wenn diese auf eine bestimmte Schneckenart (*Limnaea minuta*) angewiesen ist, um zur Sporocyste auszuwachsen. Diese erzeugen Redien und die Redien junge Distomen, welche als »Cercarien« aus der Schnecke auswandern und sich an Pflanzen als feste Cysten niederlassen. Trocknet der Tümpel ein und werden jene Pflanzen von Schafen gefressen, so entwickelt sich die Cercarie zum geschlechtsreifen Leberegel. Bei Bandwürmern und vielen andern Parasiten mit Wirtswechsel findet sich ein ähnlicher komplizierter Entwicklungsgang, und solche Tiere erzeugen deshalb immer eine sehr große Zahl von Eiern, weil nur ein minimaler Bruchteil derselben zur Entwicklung gelangt. Diejenigen, welche das Ziel erreichen, sind natürlich nicht notwendigerweise die bestorganisierten; die übrigen gehen zugrunde an der extremen Ungunst der Verhältnisse.

In diesen beiden Fällen entscheidet also der Zufall. Das Resultat ist eine qualitätlose Selection, durch welche der Durchschnitt der Überlebenden nicht verändert wird. Pfeffer hebt mit Recht hervor, daß es namentlich die jugendlichen Tiere sind, welche der Massenvernichtung zum Opfer fallen, z. B. wenn Tausende von Larven mariner Küstenorganismen durch eine ungünstige Strömung aufs hohe Meer getrieben werden, oder wenn die Samen von Landpflanzen auf das Wasser oder auf harten Boden geworfen werden, wo auch die besten von ihnen nicht keimen können. So erklärt es sich, wenn die Natur immer wieder zwei Mittel anwendet, um die Arten trotz intensivster katastrophaler Elimination vor dem Aussterben zu

Digitized by Google

bewahren: Erhöhung der Fruchtbarkeit und Brutpflege. Der erstere Weg führt natürlich zu einer Verminderung der Größe der Eier und damit sehr oft zu einer Entwicklung durch Larven, der zweite zu einer Verringerung der Zahl der Eier, die dafür um so größer ausfallen und sorgfältig behütet werden. Auch der Generationswechsel, z. B. die Sporen der Farne und die Ketten der Salpen, und die Parthenogenese sind häufige Mittel zur Erhöhung des Geburtenüberschusses. Darwin hat zwar für die katastrophale Elimination keinen eignen Ausdruck, aber er widmet ihr doch einen besonderen Absatz (Entstehung, S. 108), in dem es z. B. heißt: »Ferner muß eine ungeheure Zahl reifer Tiere und Pflanzen, mögen sie die ihren Bedingungen am besten angepaßten gewesen sein oder nicht, jährlich durch zufällige Ursachen zerstört werden.«

Das numerische Verhältnis der Opfer der katastrophalen Vernichtung zum Rest der Überlebenden wird verschieden beurteilt. Die meisten Forscher nehmen an, daß die letzteren immer noch so zahlreich sind, daß ein heftiger Kampf unter ihnen entbrennen muß. Pfeffer und Delage aber sind andrer Ansicht. Sie halten den Rest für so minimal, daß alle Individuen desselben gut zu leben haben und nicht miteinander zu ringen brauchen. Pfeffer drückt dies so aus (1894, S. 16): »Wenn sich für die späteren Altersstufen die Zahl der Plätze in der Natur und die dieselben umwerbenden Anwärter immer mehr ausgleicht, dann bleibt für die erwachsenen Stücke kaum noch ein Grund zum Kampf der erwachsenen Stücke unter sich.« Ich halte diese Meinung für durchaus unrichtig, denn wenn wirklich immer ein so enormer Prozentsatz von Jugendformen und halbreifen Tieren katastrophal eliminiert würde, so müßte es sich öfters ereignen, daß eine Art plötzlich ausstürbe. Wenn Jahr für Jahr 98 % der Nachkommen einer Art durch den Zufall ausgemerzt werden, so müssen auch einmal 100 % sterben, und die Art müßte plötzlich verschwinden. Derartige Fälle sind aber nicht bekannt, sondern das Aussterben geschieht, soweit darüber überhaupt Beobachtungen vorliegen, ganz allmählich, indem die betreffende Art von Jahr zu Jahr seltener wird. Ferner müßten bei einer so außerordentlich hohen Mortalität jüngerer Exemplare die alten relativ selten sein, was doch für Tausende von Arten nicht zutrifft. Aber selbst wenn jene Forscher mit ihrer Ansicht im allgemeinen für diese oder jene Art recht hätten, so wäre damit nur eine Form des Kampfes ums Dasein beseitigt, nämlich die direkte Konkurrenz der Artgenossen um Nahrung und Raum. Es blieben aber alle übrigen Seiten desselben bestehen, der Kampf

Digitized by Google

der Männchen untereinander um die Weibchen, der Kampf gegen klimatische Unbilden, Nahrungsmangel, Krankheit, Parasiten und größere Feinde. Selbst wenn von allen jungen Hasen eines Jahrganges nur so wenige übrig bleiben, daß Nahrung für sie in Hülle und Fülle vorhanden ist, so bleibt ihnen der Kampf ums Dasein doch nicht in den mannigfachsten Formen erspart. Das Pfeffersche Argument beweist also, selbst wenn es einmal zutrifft, gar nicht das, was es beweisen soll, nämlich daß der Kampf ums Dasein nur als katastrophale Elimination der Jugendformen existiert.

Die Wirkungen der katastrophalen Elimination auf die phyletische Umbildung der Organismen sind bis jetzt wenig untersucht worden. Im allgemeinen wird man sie gleich Null setzen können, da ja der Durchschnitt der Artgenossen durch sie nicht verändert wird und so viele Individuen übrig bleiben, daß der Kampf ums Dasein in allen seinen Formen bestehen bleibt. Aber in einzelnen Fällen kann sie vermutlich den Anstoß zu phyletischer Differenzierung geben. So vertritt Gulick (1905, S. 54, 150) die Ansicht, daß wenn einmal zufällig nur ein oder zwei fortpflanzungsfähige Individuen übrig bleiben, diese dann der Art einen neuen Anstrich verleihen, weil sie ihren Nachkommen nur einen Teil der ursprünglich vorhandenen, aktiven oder latenten, Erbqualitäten übermitteln. Derselbe Effekt würde eintreten, wenn jene Individuen von der Hauptmasse abgesprengt und auf einem neuen Wohngebiet isoliert würden. Man könnte so erklären, daß häufig auf zwei benachbarten Inseln dieselbe Art in zwei deutlich verschiedenen Rassen vorkommt, wie ich (1907) dies z. B. für *Cerion exumense* der Exumainseln (Bahamas) nachweisen konnte. Trotzdem vermag ich mich dieser Gulickschen Auffassung nicht anzuschließen, weil, soweit meine Beobachtungen reichen, stets alle Individuen der einen Insel von denen der andern verschieden sind in gewissen Punkten, während man nach der Gulickschen Idee erwarten sollte, daß wenigstens einige Individuen der Stammform mit denen der Varietät übereinstimmen würden. Denn wenn die Art ursprünglich aus einer Anzahl (*a*—*k*) von Typen (elementaren Arten) sich zusammensetzt, und Typus *f* wird auf einen neuen Wohnort verschlagen, so müssen später derartige *f*-Formen in dem primären Verbreitungsgebiet nachzuweisen sein. Ist dies nicht der Fall, so müssen die lokalen Lebensbedingungen des sekundären Wohnorts die neue Form hervorgerufen haben. Nach meiner Ansicht genügt Isolation an sich nicht, um eine neue Form zu erzeugen, sondern es müssen neue formative Reize hinzukommen (vgl. Kap. IV, III, A). Bei schwer beweglichen Tieren, die aber ein

Digitized by Google

großes Gebiet bewohnen, z. B. *Helix hortensis* in Deutschland, bilden nicht sämtliche Individuen eine »Paarungsgemeinschaft« und bleiben aus diesem Grunde gleichartig, sondern in Wahrheit existieren Tausende solcher Gemeinschaften mit freilich nicht ganz scharfer Umgrenzung. Trotzdem haben sich nicht ebenso viele Lokalrassen gebildet, wie es der Fall sein müßte, wenn Isolation per se zur Erzeugung einer neuen Form genügte. Daher ist auch die katastrophale Elimination als Differenzierungsprinzip einer Art nicht anzuerkennen für den Fall, daß sie diese Art bis auf wenige Exemplare aufgerieben hat. — Dagegen ist zuzugeben, daß die Massenvernichtung in andrer Form den Anreiz zu phyletischen Veränderungen geben kann. Wird eine Art ganz oder fast ganz vernichtet, so werden oft viele andre Arten in Mitleidenschaft gezogen und eventuell zu einer andern Lebensweise gezwungen, welche im Laufe der Zeit die Organisation wahrscheinlich verändern wird. Stirbt eine Futterpflanze aus, so muß der auf sie angewiesene Schmetterling seine Eier an eine andre Pflanze legen, und wird die *Limnaea minuta* vernichtet, so stirbt die Flimmerlarve des Leberegels oder sucht sich einen neuen Zwischenwirt, an den sie sich durch Erwerb neuer Charaktere anpassen muß. Große Katastrophen können die Tier- und Pflanzenwelt ganzer Gebiete mit einem Schlage vernichten und dadurch vielen Arten der Nachbarregionen Gelegenheit zur Einwanderung gewähren. Dabei wird auch manche neue, dem Gebiete bis dahin fremde Art ihren Einzug halten und in vielen Fällen durch die neuen Existenzbedingungen verändert werden. Bei der gewaltigen Eruption des Vulkans Krakatau im August 1883 versank der größere Teil der Insel, so daß von 33 qkm nur 15 bestehen blieben. Die gesamte Vegetation und fast alle Landtiere gingen zugrunde. Im Laufe einiger Jahre entstand eine neue Pflanzendecke, aber von ganz andrer Zusammensetzung, indem der Wind zuerst einige Algen (Cyanophyceen) und die leichten Sporen von Farnen hierher trieb. Drei Jahre nach der Eruption fand Treub 15 Phanerogame und 11 Farne, nach 10 Jahren 50 höhere Pflanzen und 12 Kryptogame. Damit muß auch der Charakter der Insektenfauna sich geändert haben. [Vgl. H. Seckt, Die Fortschritte der Flora des Krakatau. Nat. Wochenschrift II. 1903, S. 495.] Der Cuvierschen Kataklysmentheorie lag die richtige Beobachtung zugrunde, daß in den aufeinander folgenden Erdschichten desselben Gebiets die Faunen und Floren oft ein ganz andres Bild darbieten. Große geologische und klimatische Umwälzungen bewirken ein Kommen und Gehen der Arten desselben Gebiets, und sie werden sicherlich einen außerordentlich großen,

Digitized by Google

wenngleich nicht immer analysierbaren Einfluß auf die Umbildung der Lebewesen ausgeübt haben.

II. **Die Personalelimination** ist die Vernichtung einzelner Individuen auf Grund mangelnder Anpassung. Ihr Resultat ist die natürliche Zuchtwahl oder die Personalauslese auf Grund von Organisationsvorteilen. Wie Lloyd Morgan (1890, S. 79) richtig auseinander setzt, führen zwei Methoden zur natürlichen Zuchtwahl. In den allermeisten Fällen unterliegen negativ die minder begünstigten Exemplare, wodurch die beati possidentes allein für die Vermehrung übrig bleiben; in einigen wenigen Fällen werden aber positiv die besten zur Fortpflanzung ausgewählt, während der Rest eines natürlichen Todes stirbt, jedoch ohne Nachkommen zu hinterlassen. Den ersten Prozeß bezeichnet Lloyd Morgan als »natürliche Elimination«, den zweiten als »eigentliche Selection« (selection proper); Beispiele wären, für die negative Methode: Die Füchse vernichten die Hasen, welche nicht schnell laufen; für die positive: ein Insekt befruchtet nur blaue Blüten, beim Hochzeitsflug der Bienenkönigin gelangt die Drohne mit dem besten Flugvermögen und den schärfsten Augen zur Copulation, ein Vogelweibchen paart sich nur mit einem Männchen bestimmter Färbung (sexuelle Selection). Beispiele für »eigentliche Selection« sind, wenn man von der geschlechtlichen Zuchtwahl absieht, selten und in ihrer Deutung nicht immer sicher. Hutton (1897, S. 242) rechnet hierher z. B. die myrmecophilen Käfer, welche blind sind und sich nicht selbst zu ernähren vermögen. Er meint, diese Eigenschaften seien den Käfern selbst nachteilig und könnten nur dadurch entstanden sein, daß die Ameisen solche Käfer bevorzugt hätten. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen, liegt die Annahme doch viel näher, daß der Verlust der Augen direkte Folge der Dunkelheit ist, und die Ernährungsfähigkeit sich rückbildete, weil die Ameisen die Käfer auf Grund einer mutualistischen Symbiose fütterten. Beide Rückbildungen sind direkte Folgen des Nichtgebrauchs und haben mit der Selection nichts zu tun. In andern Fällen kann man mit Wasmann (1901, S. 739; 1904, S. 230) von einer »Amical Selection«[1]) sprechen, wenn Ameisen oder Termiten gewisse Inquilinen (meist Käfer) bevorzugen, weil sie ihnen

[1]) Die Amicalselection ist also eine besondere Form der natürlichen Züchtung und nicht, wie Wasmann meint, etwas von dieser ganz verschiedenes. Dabei ist es gleichgültig, daß die Lomechusini-Käferchen die Ameisenbrut vernichten und ihren Wirten also direkt schädlich werden können. Es liegt hier derselbe Fall vor, als wenn der Mensch Rinder züchtet und sich dabei mit Tuberkelbazillen infiziert, oder wenn er Hunde züchtet und dabei an Tollwut erkrankt.

Digitized by Google

angenehmer sind, sich bequemer transportieren lassen oder reichlicher Secret absondern als andre Gäste. Sie dehnen dann zuweilen ihre Pflege sogar auf die Brut solcher Schützlinge aus, und man kann annehmen, daß sie neue Charaktere an ihnen gezüchtet haben. Diese Erscheinung hat eine große Ähnlichkeit mit der »unbewußten Züchtung« des Menschen, weil ein Organismus (Ameise) einen andern (Käfer) instinktiv umgestaltet.

1. Der Konstitutionalkampf

(Extralkampf, Plötz, 1895, S. 46) und die Personalelimination durch unbelebte Gewalten auf Grund einer ungenügenden Widerstandskraft sind in der Natur überaus häufige Erscheinungen und werden deshalb auch von allen Forschern anerkannt. Gätke (Die Vogelwarte Helgoland, 2. Aufl. S. 453) erzählt, daß Ende Mai 1855 ein so eisiger Nordoststurm die Insel heimsuchte, daß die Schwalben zu Hunderttausenden in den Felsspalten erfroren und nur wenige verschont blieben. Unsre Waldmäuse (*Mus sylvaticus*, *Arvicola arvalis* und *A. agrestis*) haben zahlreiche Feinde, aber durch nichts werden sie so sehr vernichtet wie durch einen Wechsel von Frost und warmem Wetter. Ein verspäteter Frost im Frühjahr tötet Tausende von Knospen, während nur einige besonders wetterharte Pflanzen zur Blüte und damit zur Vermehrung gelangen. de Vries (1906, S. 368) fand bei seinen Kulturen, daß dieselbe Samenmenge durchschnittlich zwei bis dreimal soviel Keimlinge gibt, wenn im Gewächshaus ausgesät, als wenn im Freien gesät wird; so viele Sämlinge gehen durch Kälte und Regen zugrunde. Sehr große Hitze im Sommer veranlaßt in flachen Bächen und Gräben oft ein massenhaftes Fischsterben, bei dem nur eine Anzahl Tiere von einer oder mehreren Arten am Leben bleiben. Fast alle klimatischen Faktoren und viele sonstige Existenzbedingungen (Beschaffenheit von Luft, Wasser, Nahrung, Boden) nehmen nur zu oft eine Form an, die nur von einigen bevorzugten Individuen vertragen wird. Auf jedem Acker spielt sich diese Art der Auslese beständig ab. Kälte, Fröste, Feuchtigkeit, dichter Stand, zu spätes Reifen usw. züchten auf dem

---

Für den Züchtungsprozeß an sich ist es gleichgültig, ob der Züchter hierdurch leidet oder nicht, die Hauptsache ist die allmähliche Umgestaltung des gezüchteten Tieres. Natürlich hört die Züchtung auf, wenn die Schädigung zum Aussterben des Züchters führt. Dem kann dadurch vorgebeugt werden, daß zufällig eine immune oder sonstwie geschützte Varietät des Züchters auftritt, was bis jetzt bei den Wirten der Lomechusini nicht erfolgt ist.

Digitized by Google

Acker, wie DE VRIES richtig bemerkt, ebenso tüchtig wie der beste Züchter. Bei jeder Akklimatisation bleiben immer nur diejenigen Individuen erhalten, welche den Faktoren des neuen Klimas gewachsen sind. Es siegt in allen diesen Fällen die stärkere Konstitution, die häufig sich auf kleine morphologische Differenzen (vgl. S. 84—87, 126, 129 die Untersuchungen von BUMPUS und CRAMPTON) zurückführen läßt (bei Kälte z. B. auf etwas dichtere Behaarung oder stärkere Entwicklung der Hautgefäße oder andre Färbung), in vielen Fällen aber einer näheren Analyse sich entzieht. Dieser Konstitutionalkampf führt demnach zu einer konstitutionellen Auslese (HAACKE 1893, S. 70), zu einer Vernichtung fast aller irgendwie kränklichen Exemplare und fordert seine Opfer vornehmlich unter den Jugendformen. Er bewirkt, daß fast alle in der Natur beobachteten Tiere trotz aller Parasiten eine blühende Gesundheit und ein hohes Maß von Widerstandskraft besitzen, ganz im Gegensatz zu den Haustieren, die wie der Mensch von vielen kleinen und großen Übeln geplagt werden. Haben die Jugendformen einer Art das Sieb der konstitutionellen Selection passiert, so bleibt, wie PFEFFER richtig sagt, ein »guter Durchschnitt« zurück, der sich nun weiter im Kampf mit fremden Species und eignen Artgenossen bewähren muß, um zur Fortpflanzung zu gelangen. In diese Kategorie gehören auch die Krankheiten, soweit sie nicht infektiös und parasitär sind, die aber, wie es scheint, meist den Charakter zufälliger Verletzungen und Verstümmelungen bei den Wildformen tragen. Es ist klar, daß in sehr vielen hierher gehörigen Fällen nicht allein die Konstitution den Ausschlag gibt, sondern daß zufällige Situationsvorteile die Nachteile einer schwächeren Konstitution aufzuwiegen vermögen.

Eine besondere Eigentümlichkeit des Konstitutionalkampfes besteht darin, daß sein Auftreten und seine Intensität völlig unabhängig sind von der Zahl der Artgenossen, während die Intra- und Interspezialkämpfe um so heftiger sich äußern, je zahlreichere Individuen vorhanden sind und häufig sogar erst durch eine Übervölkerung hervorgerufen werden. Der Konstitutionalkampf wird erzeugt durch die Schwankungen der unbelebten physischen Gewalten, und da solche nie auf unsrer Erde gefehlt haben, so war er stets vorhanden und ist so alt wie die Lebewesen selbst, denn schon die ersten Urorganismen des Präcambriums waren gefahrdrohenden Veränderungen der Temperatur, des Salzgehaltes, des Wellenschlages, der Strömungen und andrer mariner Faktoren ausgesetzt. Dieser Umstand muß betont werden, weil manche unerfahrene Biologen die Ansicht vertreten haben, der Kampf ums Dasein existiere nur bei

Digitized by Google

Übervölkerung und könne unter Umständen während längerer Perioden fehlen.

Zu gewissen Zeiten der Erdgeschichte hat der Konstitutionalkampf gegen die Unbilden des Klimas ungeheure Dimensionen angenommen und Tausende von Arten in den Tod gedrängt, um ebenso viele zu neuen Anpassungen und zum phyletischen Fortschritt zu zwingen. Die großen geologischen Zeitabschnitte grenzen sich gegeneinander ab durch tief einschneidende Klimaschwankungen[1]), welche gewaltige Umprägungen des Tier- und Pflanzenbestandes zur Folge hatten. Am Ende der Carbonzeit ließ die gleichmäßig feuchte Wärme, welche die üppige Vegetation der Kohlenflötze schuf, langsam nach; es wurde kälter und kälter, bis im Unterrotliegenden die erste Eiszeit unsre Erde heimsuchte. Gleichzeitig traten Nadelhölzer und Sagopalmen, die Charakterpflanzen des Mesozoicums, auf und verdrängten die großen bärlappartigen Waldbäume und die Steinkohlen-Calamiten. Ein ähnlicher Wechsel vollzog sich in der Fauna und führte zum ersten Auftreten von Reptilien, die dann von der Jurazeit an sich enorm entwickelten und riesige Dimensionen annahmen, was ohne Zweifel damit im Zusammenhang steht, daß in der Trias ein gleichmäßig tropisches bis warm gemäßigtes Klima den ganzen Erdball eroberte und Cycadeen sogar auf Franz-Josefs-Land erblühen ließ. In der Kreidezeit nimmt die Wärme wieder ab, die Cycadeen verschwinden bis auf spärliche Reste, die großen Meeressaurier, die Flugsaurier, die Ammoniten und Belemniten treten ab von der irdischen Schaubühne, und widerstandsfähigere Formen nehmen ihre Stelle im Haushalt der Natur ein, im Meere die Haie, auf dem Lande die mit Eigenwärme begabten Vögel und Säuger. Das höchste Lebewesen der Erde, der Mensch, wäre nicht möglich gewesen, hätte nicht die sinkende Temperatur jener Zeiten die Heranbildung der Haare und einer inneren Brutpflege als Wärmeschutzmittel bewirkt.

Der Konstitutionalkampf spielt sich für fast alle Arten in einer erstaunlichen Vielgestaltigkeit ab, die man erst dann erkennt, wenn man die Vielseitigkeit der biologischen Beziehungen einer Art und die Variationsbreite der an einer Lokalität herrschenden, von Klima

---

[1]) Siehe hierüber die interessante Abhandlung von Fr. Frech, Studien über das Klima der geologischen Vergangenheit in Z. Ges. f. Erdkunde, Berlin 1902, welcher die Klimaschwankungen mit Arrhenius durch die Schwankungen des Gehalts der Atmosphäre an Kohlensäure erklärt und diese von der eruptiven Tätigkeit der Erde ableitet. Je mehr Kohlensäure die Luft enthält, um so mehr Wärme wird zurückgehalten.

Digitized by Google

und Boden abhängenden Faktoren (Licht, Sauerstoff, Gehalt des Wassers oder Bodens an Salzen, Temperatur, Feuchtigkeit, Wind- und Wasserdruck) einigermaßen übersieht. Er wird hervorgerufen durch die Schwankungen dieser Faktoren und zeigt daher ein ganz andres Bild in den Tropen als im Polargebiet, im Flusse als im See oder Teich, im Walde als in der Ebene, im Hochgebirge als in der Niederung, im Urwald als in der Prärie und an der Meeresoberfläche als in der Tiefsee. Die letztere ist vielleicht diejenige Region, wo der Konstitutionalkampf die mildeste Form annimmt, denn in der fast völligen Ruhe des Wassers, der gleichmäßig-niedrigen Temperatur und der nur durch die Leuchtorgane der Tiere vorübergehend durchbrochenen Nacht der abyssischen Tiefen zeigt sich ein Minimum von Veränderlichkeit der Außenwelt. Umgekehrt muß er auf den antarktischen Inseln, im Hochgebirge, in den polaren Grenzgebieten[1]; und an ähnlichen Orten mit extremen klimatischen Gegensätzen sich ungemein verschärfen, woraus sich die Armut solcher Örtlichkeiten an Landorganismen erklärt. Je vielseitiger die biologischen Beziehungen einer Art sind, von desto mehr konstitutionellen Gefahren wird sie bedroht; bei den Insekten muß jedes Entwicklungsstadium (Ei, Larve, Puppe und Imago) seine besonderen Angriffe aushalten können, namentlich wenn sich das Leben wie bei Mücken und Libellen teils im Wasser, teils in der Luft abspielt. Jede biologische Region stellt spezielle Anforderungen an die Widerstandskraft ihrer Bewohner, und sie sind oft so eigenartig, daß sie leicht übersehen werden. Man könnte z. B. denken, daß für eine *Unio* oder *Anodonta*, welche stumpfsinnig am Boden eines Sees ihr Dasein fristet, die Schwankungen des Luftdrucks nicht von Belang sind; aber diese erzeugen heftige Winde und dadurch Wellen, welche das Wasser bis zum Grunde aufwühlen und die Muscheln ans Land werfen, wo sie

[1] Kropotkin (1902, S. 1) entwirft folgende lebendige Schilderung von Ostsibirien und der nördlichen Mandschurei: »Die schrecklichen Schneestürme, welche über den nördlichen Teil von Eurasien gegen Ende des Winters dahin brausen, und der eisige Frost, welcher ihnen folgt; die Fröste und Schneestürme, welche jedes Jahr wiederkehren in der zweiten Hälfte des Mais, wenn die Bäume schon in voller Blüte stehen und das Insektenleben überall sich regt; die Frühfröste und gelegentlichen schweren Schneefälle im Juli und August, welche plötzlich Myriaden von Insekten, wie auch die zweite Brut der Vögel in den Prärien vernichten; die von den Monsunen hervorgerufenen wolkenbruchartigen Regen, welche in den mehr gemäßigten Regionen im August und September niederfallen . . .; und endlich die gewaltigen Schneefälle anfangs Oktober, welche zuweilen ein Gebiet, so groß wie Frankreich und Deutschland, absolut unbewohnbar für Wiederkäuer machen und sie zu Tausenden vernichten — das waren die Bedingungen, unter denen ich das Tierleben im nördlichen Asien kämpfen sah.«

Digitized by Google

elend umkommen, während ihre beweglicheren Genossen, die Süßwasser-Schnecken, hierunter nicht leiden, sondern ins Wasser zurückkriechen. In vielen Gebieten tritt der Konstitutionalkampf am schärfsten in einer bestimmten Form auf und verleiht den Organismen dadurch ein charakteristisches Aussehen. So herrscht auf den Falklandsinseln ein solcher Wind, daß nur Kräuter und niedrige Sträucher zu gedeihen vermögen. Aus demselben Grund und wegen der dünnen Erdschicht weist auf den Bahamas die endemische Flora nur Büsche und Bäume auf, die kaum über drei Meter hoch werden. An den Mündungen der Flüsse wird die Wasserfauna immer sehr arm, weil nur wenige Arten die häufigen Schwankungen im Salzgehalt vertragen. Im Urwalde herrscht ein intensiver Kampf um das Licht. Palmen und andre Bäume wachsen unverästelt so rasch wie möglich in die Höhe, um erst oben ihre Äste und Blätter auszubreiten; die Lianen winden sich wie riesige Schlangen um sie herum, um auf diese Weise zur Lichtzone emporzuklettern, Orchideen und andre Epiphyten lassen sich oben in den Astwinkeln nieder, und das Meer von Blüten, welches in der Krone der Bäume hoch über dem Erdboden sich entfaltet, lockt die Insekten und Laubfrösche in diese luftigen Regionen und zwingt letztere zu eigenartiger Brutpflege. Für die wirbellose Kleintierwelt des süßen Wassers, welche in jedem Tümpel und Teich zu gedeihen vermag, besteht eine der größten Gefahren in dem gelegentlichen Austrocknen, wogegen der Konstitutionalkampf die mannigfachsten Schutzmittel gezüchtet hat (Cysten der Protozoen und Trematoden, Gemmulae der Spongillen, Statoblasten der Bryozoen, Dauereier der Rädertiere und niederen Krebse). Ja selbst die Umwandlung der Schwimmblase in eine Lunge hat sich bei manchen Ganoiden und bei den Dipnoi unter diesem Zwange der Natur vollzogen und damit den Übergang vom Wasser- zum Landleben bei den Wirbeltieren eingeleitet. Diese Andeutungen werden genügen, um den außerordentlichen Einfluß des Konstitutionalkampfes auf die phyletische Umbildung darzutun, indem er die Organismen zu immer weiteren Anpassungen an die Angriffe der unbelebten Naturgewalten zwang.

2. Der Interspezial- bzw. Intervarietalkampf

spielt sich ab zwischen verschiedenen Arten oder verschiedenen Varietäten derselben Art, also zwischen Formen, welche im Bau und in der Lebensweise deutliche Unterschiede erkennen lassen. Dieser Kampf kann ein direkter oder ein indirekter sein. Direkt nenne

Digitized by Google

ich ihn, wenn die eine Form zu ihrer Lebenserhaltung unbedingt auf die andre angewiesen ist und aggressiv gegen sie vorgehen muß, wie z. B. der Fuchs gegen den Hasen, die Antilope gegen das Gras, die Schlupfwespe gegen die Raupe und der Tuberkulosebacillus gegen den Menschen. Beide Arten stehen sich als Todfeinde gegenüber und können als Verfolger und Beute oder als Parasit und Wirt unterschieden werden. Diese »blutige« Form des Kampfes ums Dasein ist so außerordentlich weit verbreitet, daß man unwillkürlich zuerst an sie denkt, wenn von jenem die Welt der Organismen beherrschenden Prinzip die Rede ist. In unendlicher Mannigfaltigkeit spielt sich dieser Kampf ab zwischen Tieren und Pflanzen, da nur diese das anorganische Material zum Aufbau ihres Leibes verwerten können und jene daher auf diese unmittelbar angewiesen sind, oder mittelbar, indem ein carnivores Tier von einem herbivoren lebt. Die Pflanzen stehen unter sich nur dann im direkten Daseinskampfe, wenn die eine als Parasit auf der andern schmarotzt. Sonst überwiegt unter ihnen der indirekte Konkurrenzkampf, der Wettbewerb um die gleichen Lebensgüter, welcher aber selbstverständlich auch unter Tieren weit verbreitet ist. Die betreffenden Formen beanspruchen denselben Raum, dieselbe Nahrung, dasselbe Licht, die gleiche Lokalität als Schlupfwinkel, zur Eiablage, zum Nestbau oder zu andern Lebensverrichtungen. Jedes Getreidefeld legt hiervon Zeugnis ab, da von den vielen Unkräutern, deren Samen hierher geweht werden, nur eine kleine Zahl, und zwar vornehmlich die Kornblumen und der Mohn, sich zu halten vermögen, und der Gärtner macht sich diese Erscheinung zunutze, indem er eine Überzahl von Bellis perennis durch dichtere Aussaat der Grassamen unterdrückt. Hering und Sprott, Scholle und Flunder, unsre heimischen Meisenarten und viele Varietäten derselben Art leben vorübergehend oder während längerer Zeiträume auf demselben Wohngebiete, und da sie vielfach dieselben Lebensgüter beanspruchen, so entbrennt in Zeiten der Not ein erbitterter Wettbewerb unter ihnen, indem der besser Organisierte den Gegner zu verdrängen sucht oder ihm zuvorkommt.

Diese beiden Hauptformen des Kampfes der verschiedenen Arten bzw. Varietäten untereinander, die direkte und die indirekte, können auch als Aggressivkampf und als Konkurrenzkampf bezeichnet werden, um die charakteristischen Gegensätze sofort erkennen zu lassen. Die Beobachtung lehrt, daß der Konkurrenzkampf bei Tieren, namentlich bei den höheren, nicht selten zum Aggressivkampf wird und beide Formen dann ineinander greifen, obwohl sie in

Digitized by Google

der Mehrzahl der Fälle sich gut unterscheiden lassen. Untersuchen wir beide näher und suchen wir festzustellen, wodurch die Entscheidung zwischen den kämpfenden Arten herbeigeführt und welches Ergebnis für die Evolution der Arten erzielt wird.

Beim Aggressivkampf der Arten wird die Entscheidung bedingt durch irgend einen organisatorischen Vorzug (bzw. durch mehrere), welchen der Verfolger über die Beute oder umgekehrt der Angegriffene über den Angreifer besitzt. Größere Kraft und Schnelligkeit, bessere Sinnesorgane, Angriffswaffen (Zähne, Stechborsten, Krallen, Giftdrüsen), Verteidigungsapparate (Hautskelete, Stacheln, Geweihe), Schutzfarben, Eigentümlichkeiten der Lebensweise und der Instinkte in tausendfältigen Ausgaben und Schattierungen bedingen, daß der Sieg bald dieser, bald jener Seite zufällt. Das phyletische Resultat wird verschieden sein, je nachdem der Interspezialkampf nicht transformierend oder transformierend einwirkt infolge des Fehlens bzw. infolge der Anwesenheit selectionswertiger Variationen. Wenn derartige Abänderungen fehlen, so sind verschiedene Möglichkeiten denkbar. Es kann ein Teil der Individuen der schwächeren Art regelmäßig vernichtet werden (partiell-destruktiver Aggressivkampf), aber es bleiben noch so viele übrig, daß ihr Fortbestand nicht gefährdet wird, z. B. wenn die Eichhörnchen alljährlich einen Teil der Haselnüsse fressen. Oder die schwächere Art wird allmählich von der stärkeren ausgerottet, und die letztere wirft sich gleichzeitig auf eine neue Art, um diese als Beute oder als Wirt auszunutzen (total-destruktiver Aggressivkampf). So hat der Mensch zahlreiche Jagdtiere (Auerochs, Wisent, den amerikanischen Bison, Zebras) ganz oder fast ganz ausgerottet, den Verlust aber bezüglich seiner eignen Erhaltung stets durch andre Arten gedeckt. Endlich kann der Verfolger auf seine Beute oder der Parasit auf seinen Wirt so sehr angewiesen sein, daß er sich selbst die Lebensbedingungen zerstört, daß er gleichsam Raubbau treibt, wenn er die unterliegende Art nahezu vernichtet. Dann resultiert jene eigentümliche Form des oscillierenden Aggressivkampfes, bei der das Zünglein der Wage hin- und herschwankt und bald die eine, bald die andre Partei sich im Übergewicht befindet. Wird die Zahl der Schlupfwespen einer Raupenart zu groß, so sind der Schmetterling und die von ihm erzeugten Raupen im nächsten Jahre selten, wodurch die Schlupfwespen wiederum in ihrer Fortpflanzung gehindert werden. So reguliert die Natur gleichsam automatisch das Verhältnis vieler Arten zueinander und verhindert ein andauerndes numerisches Übergewicht

Digitized by Google

einiger derselben. Es ist klar, daß, vom Standpunkt des angegriffenen Tieres aus betrachtet, der oscillierende Kampf die mildeste Form und der total-destruktive die schärfste ist, während die partiell-destruktive in der Mitte steht, und ferner leuchtet ein, daß eine züchterische transformierende Wirkung erst dann eintreten kann, wenn beim Verfolger oder beim Angegriffenen verbesserte Variationen auftreten. Verbessert sich die Organisation des Verfolgers — bei allen Individuen oder nur einem Teil derselben —, so nimmt der Kampf für die in der Defensive befindliche Art allmählich seine schärfste Form an, d. h. der oscillierende und der partiell-destruktive Kampf werden zum total-destruktiven. Dann entscheidet sich das Schicksal der schwächeren Art; sie ist entweder dem Untergange geweiht oder die Variabilität kommt auch ihr zu Hilfe und erhält einen Teil der Artgenossen, wobei es genügt, wenn der Aggressivkampf nicht mit einem Schlage aufgehoben, sondern in eine seiner milderen Ausgaben verwandelt wird. Indem sich dieses Schauspiel im Laufe ungezählter Generationen wiederholt, schrauben sich beide Arten gegenseitig in ihrer Organisation immer weiter in die Höhe, wobei natürlich der Grad der Umgestaltung bei beiden sehr verschieden sein kann; das verfolgte Insekt erwirbt vielleicht eine komplizierte Schutzanpassung in Gestalt und Farbe, wie die Blattschmetterlinge oder die Stabheuschrecken, während die verfolgende Eidechsenart sich nur im feineren Bau des Auges vervollkommnet.

Betrachten wir den andern Fall, daß innerhalb der angegriffenen Art eine kleinere oder größere Anzahl (Varietät) von verbesserten Individuen auftreten, so wird für sie der Aggressivkampf gemildert bzw. sogar aufgehoben. Da sie demnach sich reichlicher vermehren werden als die unveränderten Artgenossen, so werden sie diese allmählich verdrängen. Zu dem Aggressivkampf ist dann ein Konkurrenzkampf hinzugekommen, indem Stammform und Varietät mit ungleichen Waffen gegen einen gemeinsamen Feind ringen, und beide Kampfformen bewirken zusammen den phyletischen Fortschritt der Art durch den Untergang der minder begünstigten Stammrasse, z. B. wenn von zwei nahverwandten Hühnerrassen die eine leicht, die andre viel schwerer von Tuberkulose befallen und letztere deswegen von ersterer verdrängt wird.

Bei dem indirekten oder dem Konkurrenzkampfe zweier Arten oder Varietäten handelt es sich um den Wettbewerb um dieselben Lebensgüter. Jede Art versucht zuerst den besten Platz an der Sonne zu erringen, indem sie dem Gegner zuvorkommt. Die

Digitized by Google

Entscheidung wird auch hier abhängen von irgendwelchen Vorzügen der Organisation, etwa von größerer Schnelligkeit und besseren Sinnesorganen, ganz besonders aber von der Fruchtbarkeit oder, genauer gesagt, von der Adultenziffer. Ich verstehe hierunter die Zahl der Nachkommen eines Paares, welche durchschnittlich bis zur Geschlechtsreife heranwachsen. Sie hängt von sehr vielen verschiedenen Faktoren ab, und zwar in erster Linie von der Vermehrungsziffer, d. h. von der Zahl der von einem Paar abgesetzten entwicklungsfähigen Eier oder ungeschlechtlich erzeugten Keime. Von dieser Zahl gehen viele Individuen zugrunde, ehe sie zur Fortpflanzung gelangen, und bedingen dadurch die Vernichtungsziffer (Weismann, 1904, S. 39). Es besteht also die Gleichung: Vermehrungsziffer — Vernichtungsziffer = Adultenziffer. Die verschiedensten Momente tragen dazu bei, um der Vernichtung der Jugendformen entgegenzuwirken: Schutz von seiten der Eltern durch Brutpflege, Nester, Eierkapseln, Laichumhüllung usw., robuste Konstitution der Larven und Jugendstadien im Kampfe gegen klimatische Gefahren und Vorzüge des Baues oder der Instinkte im Kampfe gegen die belebte Natur. In dem Konkurrenzkampfe der Arten spielt der Schutz der Eier, Embryonen und Jugendformen demnach eine enorme Rolle und tritt uns daher in endloser Mannigfaltigkeit bei Tieren und Pflanzen entgegen. Jede kleine Verbesserung in der Dicke der Eischale, in der Art ihrer Ablage, in der Schutzfärbung der Larven, in der Festigkeit des Kokongespinstes oder in andern Verhältnissen, deren Bedeutung sich zunächst ganz der Beurteilung entzieht, kann die Vernichtungsziffer etwas herabsetzen und damit die Zahl der fortpflanzungsfähigen Individuen erhöhen. Der Unterschied mag zuerst nur sehr gering sein, er wird sich aber im Laufe der Generationen immer mehr verstärken und schließlich zur Verdrängung der weniger fruchtbaren Art führen. Der Konkurrenzkampf zweier Arten oder Varietäten hat also jenen Vorgang zur Folge, den wir oben (S. 88) mit Pearson als »reproduktive Selection« oder mit v. Ehrenfels als »fecundative Auslese« bezeichneten.

Zum besseren Verständnis des Gesagten lasse ich hier folgen eine

Übersicht der Formen des Interspezial- bzw. Intervarietalkampfes.

I. Direkter oder Aggressivkampf: Der Verfolger (Parasit) bedroht Leib und Leben seiner Beute (des Wirts); die eine Art steht der andern als ihr Todfeind gegenüber.

Digitized by Google

a) partiell-destruktiv: ein Teil der Individuen der verfolgten Art unterliegt; sie selbst erhält sich auf Grund gewisser Vorzüge.
b) oscillierend: der Verfolger ist unbedingt auf die andre Art als seine Beute angewiesen und beraubt sich selbst der Existenzmöglichkeit in dem Maße, als er sie vernichtet.
c) total-destruktiv: der Verfolger rottet die andre Art allmählich aus, schafft sich aber gleichzeitig für sie Ersatz durch Angriffe auf eine neue Art.

a) und b) führen nicht zum Untergange der angegriffenen Art und sind daher milde Formen des Aggressivkampfes, welche zur Regulierung des organischen Gleichgewichts im Haushalte der Natur dienen.
b) wirkt züchtend (transformierend) auf den Verfolger, wenn günstige Variationen die angegriffene Art verbessern und die verfolgende gezwungen ist, entsprechend zu variieren oder unterzugehen.
c) wirkt züchtend auf die verfolgte Art, denn sie wird vernichtet, falls nicht durch günstige Variationen der Kampf in eine mildere Form übergeführt wird.

II. Indirekter oder Konkurrenzkampf: beide Arten machen sich den Besitz derselben Lebensgüter (Raum, Licht, Nahrung usw.) streitig, ohne aber aggressiv sich gegenüberzutreten. Es siegt die Art mit der größten Fruchtbarkeit (Adultenziffer) = reproduktive Selection, indem der Gegner verdrängt wird.

Obwohl mir diese Ausführungen über den Interspezialkampf eigentlich selbstverständlich erscheinen, fehlt es doch nicht an Forschern, welche andrer Meinung sind und die sich sowohl gegen die Verdrängung, wie gegen die züchtende Wirkung ausgesprochen haben.

a) Eine Verdrängung wird geleugnet von Pfeffer (1894, S. 24) auf Grund des folgenden Gedankens: wenn eine solche Verdrängung stattfände, so müßte sie sich so rasch, d. h. in so wenigen Jahren abspielen, daß sie sich der Beobachtung nicht entziehen könnte. Derartige Beobachtungen sind aber nicht bekannt, folglich kommt die Verdrängung einer Stammform durch eine Varietät nicht vor. Den Beweis dafür, daß eine solche Verdrängung sich immer sehr rasch abspielen muß, erbringt Pfeffer in der folgenden Weise.

Digitized by Google

Wenn eine neue Rasse die Stammform verdrängen will, so muß sie einen größeren Vermehrungskoeffizienten haben. Der normale Koeffizient ist = 1, d. h. für jedes Tier, welches stirbt, tritt ein neues ein, und die Individuenzahl bleibt im allgemeinen für jede Generation konstant. Wäre nun einmal der Koeffizient der Varietät = 2, so würden vorhanden sein in der ersten Generation = 2, in der zweiten = 4, in der dritten = 8, in der $n$ten = 2^n Exemplare. Bei einer einjährigen Art würden nach 20 Jahren etwa 1 Million Individuen der neuen Rasse existieren, welche die Plätze der Stammform eingenommen und diese verdrängt haben müßten. Da nun in einem Gebiete selten so viele Exemplare einer Art vorhanden sein werden, so müßte sich dieser Vorgang so rasch abspielen, daß er den Naturforschern nicht verborgen bleiben könnte.

Hiergegen ist nun folgendes zu sagen.

Erstens sind Verdrängungen einer Art durch eine andre oft beobachtet worden. Die Wanderratte hat bei uns die Hausratte sehr erheblich dezimiert; *Mus sylvaticus* dringt zuweilen in die menschlichen Wohnungen ein und verscheucht die Hausmaus; in manchen Jagdrevieren haben die Hasen an Zahl abgenommen in demselben Maße wie die Kaninchen zunahmen. Nach Lönnberg (1905) ist der deutsche Hase, *Lepus europaeus*, nach dem südlichen Schweden verpflanzt worden und hat sich mit dem dort heimischen, im Winter weiß werdenden *Lepus timidus* (*variabilis*) gekreuzt. Anfangs waren solche Bastarde häufig und an ihrem intermediären Charakter zu erkennen; in jüngster Zeit findet man jedoch an gewissen Stellen nur *L. europaeus*, ein Beweis, daß die andre Art verdrängt worden ist. Nach einer Notiz im »St. Hubertus« (1899, Okt.) spielt sich derselbe Prozeß in Kurland ab. *Astacus leptodactylus* dringt von Galizien und Rußland langsam gegen Westen vor und zwingt den kleineren Verwandten (*fluviatilis*), ihm Platz zu machen. Voigt hat in der Umgebung von Bonn die Verbreitung der *Planaria alpina* studiert und gefunden, daß sie nur im Oberlauf einzelner Bäche des Hunsrücks vermutlich als Relict aus der Eiszeit vorkommt. Sie wird zurückgedrängt von einem andern Relicten, *Polycelis cornuta*, welche ihrerseits vor der aus der Rheinebene vordringenden *Planaria gonocephala* das Feld räumt. Voigt (1905) konnte denselben Verdrängungsprozeß für gewisse Quellbäche im Hohen Venn nachweisen. Maßgebend scheint hauptsächlich die Sommertemperatur der Quellen und Bäche zu sein, da diese bei beiden Eiszeitrelicten die geschlechtliche Vermehrung herabsetzt. »Aber *Pol. cornuta* besitzt auch noch die Fähigkeit, sich im Sommer ungeschlechtlich durch Teilung zu

Digitized by Google

vermehren, während *Pl. alpina* sich allein auf geschlechtlichem Wege fortpflanzt. Dies gibt *Pol. cornuta* in Bächen mit warmer Sommertemperatur das Übergewicht, denn der ganze Verdrängungsvorgang beruht auf einem Wettbewerb um die Nahrung, bei welchem die in größerer Individuenzahl auftretende Art die weniger zahlreich vertretene ganz allmählich aushungert« (S. 189). Auf ozeanischen Inseln haben zufällig oder absichtlich eingeschleppte und dann verwilderte Formen die einheimische Fauna und Flora oft verdrängt oder in ihrer Verbreitung erheblich eingeschränkt, so z. B. auf St. Helena und auf Juan Fernandez. Ferner berichtet Schauinsland (1900, S. 14) von den hawaiischen Inseln, daß die einheimische Vogelwelt rapid zurückgeht vor importierten Arten. Auf Molokai haben sich chinesische Fasanen, kalifornische Schopfwachteln, *Turtur chinensis*, der amerikanische Fink *Corpodacus frontalis* und der Spatz riesig vermehrt. Auf Oahu ist der vor wenigen Jahren aus Indien eingeführte Meina-Vogel *Acridotheres tristis* (?) schon so unverschämt, daß er geradezu verhaßt ist. »Der gewöhnliche Reisende wird auf den hawaiischen Inseln fast nur diese Fremdlinge sehen, und ich bin überzeugt, daß die Mehrzahl der Bewohner Honolulus einen Vertreter der heimischen Vogelwelt, wenn überhaupt, so doch jedenfalls nur höchst selten lebend zu Gesicht bekommen hat.« In ähnlicher Weise sind Michaelsen und andre Regenwürmer-Spezialisten zu dem Schlusse gekommen, daß in Argentinien, Chile, Australien und am Kap der guten Hoffnung die einheimischen Terricolen sehr erheblich von eingeschleppten Arten verdrängt worden sind. Solche Prozesse haben sich auch oft in wenigen Jahrzehnten ganz in Übereinstimmung mit der Pfefferschen Berechnung abgespielt, so daß es also nicht richtig ist, wenn Pfeffer (S. 25) sagt, es wäre »ganz gewiß nicht der Fall«, daß man »die Arten sich von Jahr zu Jahr verändern« sehe, wobei mit »verändern« gemeint ist, daß eine Art an die Stelle der andern tritt. Ich erinnere z. B. an die Wasserpest, Elodea canadensis, welche in den letzten Jahrzehnten sich in Deutschland ungemein ausgebreitet hat und andre Wasserpflanzen nicht aufkommen läßt. Nach einer Mitteilung der Allgemeinen Fischereizeitung (1901, S. 6) kann man ihrer Herr werden, indem man sie aus dem betreffenden Teiche zunächst nach Möglichkeit entfernt und dann Lemna einsetzt. Indem diese Pflanze die Oberfläche rasch überzieht, unterdrückt sie die Wasserpest, und kann selbst wieder später durch Eintreiben von Enten ausgerottet werden. Die so häufig beobachtete Tatsache, daß importierte Fremdlinge — man denke an den Spatz, den Schwammspinner (*Ocneria dispar*), den Goldafter (*Porthesia chrysorrhoea*), den

Digitized by Google

Rapsweißling (*Pieris rapae*), die Spargelkäfer (*Crioceris asparagi* und *12-punctata*), den Ulmenblattkäfer (*Galeruca xanthomelaena*) und die Hessenfliege (*Cecidomyia destructor*) in den Vereinigten Staaten — sich so sehr vermehren, daß sie bald zur Plage werden, erklärt sich erstens daraus, daß hierzu meist »gemeine« Arten genommen werden, d. h. solche, die sich schon in ihrer Heimat einer großen Fruchtbarkeit und Widerstandskraft erfreuen, und zweitens aus dem Umstande, daß sie in ihrem neuen Wohngebiete die alten natürlichen Feinde nicht vorfinden. Solche Erscheinungen zeigen klar, wie intensiv der Interspezialkampf beständig arbeitet.

Daß von zwei oder von mehreren Varietäten (Sorten, Rassen) die eine die andre auf Grund größerer Fruchtbarkeit oder stärkerer Konstitution verdrängt, ist dem Tier- und Pflanzenzüchter eine geläufige Erscheinung. Der letztere macht z. B. häufig die Erfahrung, daß eine importierte edle Getreidesorte sich auf dem Felde nicht rein hält, sondern von Jahr zu Jahr verschlechtert. Der Grund ist, daß das Saatgutmaterial nicht rein war, sondern eine zweite oder dritte Sorte in einzelnen Körnern enthielt, und daß diese unerwünschten Beimischungen allmählich die Oberhand gewinnen.

Zweitens ist es nicht richtig, daß die Möglichkeit einer Verdrängung nur auf einem größeren Vermehrungskoeffizienten beruht. Eine Art mit schwächerer Vermehrung kann sehr wohl eine solche mit stärkerer verdrängen, wenn sie sonst nur irgendwelche vorteilhafte Eigenschaften besitzt, welche ein allmähliches numerisches Übergewicht herbeiführen. Sie kann z. B. aktiv die andre Art vernichten oder besser gegen Feinde geschützt sein, eine größere konstitutionelle Widerstandskraft haben, die Jungen rascher entwickeln oder diesen eine bessere Brutpflege zuteil werden lassen. Jede Art erzeugt eben viel mehr Nachkommen, als überhaupt leben können, und bei zwei rivalisierenden Arten kommt es weniger darauf an, ob diese Vermehrungsziffer etwas größer oder kleiner ist, als darauf, daß sie sich sonst durch Selectionswerte unterscheiden, welche die Vernichtungsgröße herabsetzen und damit die entscheidende Adultenziffer steigern. Nur wenn sie sonst für den Kampf ums Dasein gleich gut ausgerüstet sind, kommt der Vermehrungsziffer eine entscheidende Bedeutung zu. Da konstante Varietäten sich aber meist in der Lebensweise von der Stammform unterscheiden, wird dieser Fall nicht oft eintreten. Ich halte also den Pfefferschen Satz (S. 24): »die neue Rasse bzw. Art muß, wenn sie zur herrschenden werden soll, einen größeren Vermehrungskoeffizienten haben als die

Digitized by Google

unveränderte Art« für irrig und bin sicher, daß alle aus ihm gezogenen Schlüsse ebenfalls irrig sein müssen.

Drittens ist auch die Pfeffersche Prämisse irrig, daß normalerweise der Vermehrungskoeffizient = 1 ist, d. h. die Individuenzahl einer Art in einem Gebiet annähernd konstant ist. Diese Zahl mag in einzelnen Fällen, z. B. bei den Amseln eines Stadtparks, immer ziemlich gleich groß sein, und es mag in solchen Fällen möglich sein, die »Durchschnitts- oder Normalziffer« (Weismann 1902, I. S. 52) einer Art festzustellen. Aber was für solche mehr oder weniger künstliche Bedingungen gilt, trifft nicht zu für die freie Natur. Hier schwankt sie beständig auf und ab, sie sinkt bald unter 1, d. h. die Individuenzahl nimmt ab, bald steigt sie. Tausend kleinere und größere Faktoren, namentlich klimatische und örtliche, spielen hier hinein, und die ganze komplizierte Kette der Wechselwirkungen, denen das einzelne Tier im großen Haushalte der Natur ausgesetzt ist, vereinigt sich zu diesem Resultat, welches jedem Pächter eines Jagdgebietes und jedem Schmetterlingssammler bekannt ist, daß eine Species in dem einen Jahr häufig, in dem nächsten relativ selten ist, und daß manche Formen langsam aus einem Gebiet verschwinden, während neue dafür auftauchen. Nach einer Notiz in »Natural Science« (11, 1897, p. 79) scheinen z. B. *Apus cancriformis* und *Artemia salina* in England seit 1850 ausgestorben zu sein, gar nicht zu reden von den vielen Arten, welche durch die Kultur des Menschen im günstigen oder ungünstigen Sinne beeinflußt werden. So haben in unsrer heimischen Vogelwelt sich manche Arten von Jahr zu Jahr an Individuen vermehrt (Turmfalke, Storch, Schleiereule, Ringeltaube, Rebhühner, Star, Amsel, Haubenlerche), während andre (Uhu, Kiebitz, Kolkrabe, Waldhühner, Wachtel, Adler) immer seltener werden. In Rothamstead in England (s. de Vries 1906, S. 62) hat man das prozentuale Verhältnis der Arten auf den natürlichen Wiesen studiert. »Es ändert sich fortwährend., Nicht zwei aufeinander folgende Jahre zeigen genau dieselben Verhältnisse. Einmal überwiegt die eine Art, ein andermal eine oder mehrere andre Arten.« Aus allem folgt, daß durchaus nicht immer der Interspezial- bzw. Intervarietalkampf sich rasch abzuspielen und daher leicht nachweisbar zu sein braucht. Er kann sich über lange Zeiträume erstrecken. Bald gewinnt die eine, bald die andre Art wieder die Oberhand, bis schließlich irgend ein entscheidender Umstand die Kraft der einen definitiv bricht, ähnlich wie im Menschenleben zwei Konkurrenzgeschäfte oder zwei ebenbürtige Säbelfechter lange miteinander ringen können, bis endlich irgend ein Umstand nach der einen oder der andern Seite die Wagschale sinken läßt.

Digitized by Google

Aus den genannten drei Gründen scheinen mir Pfeffers Ansichten nicht richtig zu sein. Der Interspezialkampf muß im Laufe längerer Zeitperioden sehr oft zu Verdrängungen einer Art durch die andre geführt haben. Wir kennen viele Formen, die kosmopolitisch sind oder jedenfalls ein sehr weites Verbreitungsgebiet besitzen, namentlich unter den carnivoren Species, und von denen es doch als sicher gelten darf, daß sie von einem »Ursprungscentrum« stammen. Hand in Hand mit dieser allmählichen Ausbreitung muß ein Rückgang vieler Formen, die als Nahrung dienten oder die gleiche Nahrung beanspruchten, eingetreten sein. Oben habe ich darauf hingewiesen, wie grimmig der Konstitutionalkampf in den Zeiten geologischer Klimaschwankungen getobt haben muß. Hierdurch wurde aber natürlich auch ein intensiver Interspezialkampf veranlaßt, indem die in ihrer Konstitution geschwächten Arten von stärkeren verdrängt wurden.

b) Nach Wigand, Kassowitz, Goette und manchen andern Autoren soll der Interspezialkampf nicht imstande sein, die Arten umzugestalten, er soll nicht züchtend wirken können. Wenn die Wanderratte die Hausratte verdränge, so gehe diese eben zugrunde oder werde wenigstens recht selten, beide Species aber blieben das, was sie vorher gewesen seien. Kassowitz (1899, S. 131) gibt den Interspezial- und Konstitutionalkampf zu, verneint aber »mit der größten Entschiedenheit«, daß diese beiden Arten des Kampfes zur Heranbildung »irgend einer adaptiven Einrichtung« geführt haben. Ich habe schon oben (S. 84—87) auseinandergesetzt, daß dies für den Konstitutionalkampf nicht zutrifft, indem durch ihn gerade diejenigen kleinen morphologischen Charaktere zur Herrschaft gelangen, welche die größere Widerstandsfähigkeit bedingen. Ebenso gehört nur ein wenig biologisches Verständnis dazu, um einzusehen, daß in vielen Fällen auch der Interspezialkampf züchtend wirken muß.

Erstens werden durch ihn die unendlich vielen Schutz- und Verteidigungsmittel gezüchtet, durch welche Tiere und Pflanzen sich ihrer Verfolger zu erwehren trachten. Man denke an die Panzer, Schutzhüllen, Schalen, Stacheln, Nesselzellen, Schleimdrüsen, Giftdrüsen und elektrischen Organe, an Schutzfärbungen und Mimikry, an das Sichtotstellen, Sichverstecken, an Autotomie und die vielen Instinkte der Brutpflege, um rasch sich zu vergegenwärtigen, welch ein immenser Kreis von Einrichtungen langsam durch den Kampf der Arten vervollkommnet worden ist. Daß dieser gleichsam wie eine Schraube ohne Ende wirkt und diese Schutzmittel von Stufe zu Stufe bis zur jeweilig überhaupt möglichen Höhe treibt, liegt natürlich

Digitized by Google

daran, daß die Verfolger sich an ihre Beutetiere gewöhnen und diese daher gezwungen sind, in ihren Anpassungen fortzuschreiten, entweder durch Vervollkommnung ihrer Organe oder durch Vermehrung der Nachkommenschaft. Es ist natürlich sehr schwer, eine Vorstellung von der Intensität des an einer Lokalität herrschenden Interspezialkampfes zu gewinnen, weil hierzu eine sehr genaue biologische Kenntnis der einzelnen Arten nötig ist. Es liegen daher immer nur vereinzelte Angaben vor. So schließt z. B. Heincke (Wissensch. Meeresuntersuchungen N. F. I, 1896, S. 141) aus seinen Beobachtungen, daß bei Helgoland der allergrößte Teil der Meeresmollusken keines natürlichen Todes stirbt, sondern gefressen wird von andern Mollusken (*Natica*), Würmern, Seesternen (*Asteracanthion rubens*, *Astropecten mülleri*), und Fischen (Plattfische, Rochen, Seewolf, Schellfische).

Zweitens kann durch den Interspezialkampf die Entstehung von Varietäten veranlaßt werden. So hat Jameson (1898) kürzlich berichtet, daß in der Bai von Dublin auf dem North Bull, einer drei englische Meilen langen und von der Nordküste nur durch einen schmalen Kanal getrennten Sandinsel, welche nachweislich höchstens etwa 120 Jahre alt ist, sich eine sehr helle, sandfarbige Varietät von *Mus musculus* findet, die auch biologisch sich abgeändert hat, indem sie nicht die Löcher andrer Tiere benutzt, sondern ihre eignen Gänge gräbt[1]). Sie verdankt ihre Entstehung wahrscheinlich dem Umstande, daß durch Eulen und Falken alle dunklen Exemplare ausgerottet wurden. Jameson zitiert ferner eine Arbeit von Kane (1896), welcher auf einer kleinen Insel an der SW.-Küste von Irland eine schwarze Rasse des Spanners *Camptogramma bilineata* gefunden hat und diese darauf zurückführt, daß auf den dunklen Felsen alle weißen Exemplare durch Vögel ausgemerzt worden sind. Die Bildung einer Varietät kann auch so stattfinden, daß das verfolgte Tier sich an eine neue Lebensweise gewöhnt, die dann die Organisation verändert, indem nur diejenigen Tiere erhalten bleiben, welche zufällig biologisch abändern. So hat sich die Hausratte vielerorts auf die Böden der Häuser und Scheunen zurückgezogen und der stärkeren Wanderratte die Terrains auf und unter der Erde überlassen. Es ist in diesem Falle zwar noch keine morphologische Veränderung erfolgt, aber jeder wird zugeben, daß sie in ähnlichen

[1]) P. Matschie (in Naturwiss. Wochenschr. 13. 1898. S. 551) vermutet, daß die höhlengrabende Form eine *Mus sylvaticus* sei, wofür spricht, daß nach Jameson Exemplare mit weißen Füßen und mit einem Schwanz, der länger ist als der Körper, vorkommen. Der Wert der Beobachtung würde hierdurch nicht geändert werden.

Digitized by Google

Fällen zweifellos oft eintreten muß und dann zwar direkt durch die veränderte Umgebung, indirekt aber durch den Interspezialkampf hervorgerufen ist.

Drittens ist es möglich, daß im Intervarietalkampf eine Varietät die Stammform vollständig verdrängt, weil sie fruchtbarer oder stärker ist oder sonst irgend einen Vorteil besitzt. Die Art als solche ist damit umgezüchtet worden, denn sämtliche Individuen derselben tragen jetzt ein andres Gepräge als die Stammform. So hat z. B. *Papilio turnus* im Norden und Osten der Vereinigten Staaten gelbe Weibchen, im Süden und Westen aber schwarze, welche den schwarzen *Papilio philenor* imitieren. Diese schwarzen Weibchen müssen also die ursprünglichen gelben verdrängt haben. Ähnliche Beispiele sind auch von andern mimetischen Schmetterlingen bekannt, bei denen die Mimikry sich nur über einen Teil des Verbreitungsgebietes erstreckt, während auf einem andern noch die ursprünglichen Formen leben. — Bei den Feigenchalcidiern haben einige Arten zwei Sorten von Männchen, geflügelte und ungeflügelte; die meisten Species hingegen nur ungeflügelte, so daß bei diesen vermutlich die geflügelte Sorte ausgemerzt wurde. Vgl. hierzu den Abschnitt über biologische Isolation, s. Register.

3. Der Intraspezialkampf

zwischen den Genossen derselben Art um Nahrung, Raum, Gelegenheit zur Fortpflanzung usw., ist nach Darwin die heftigste Form des Kampfes ums Dasein, denn nach seiner Auffassung muß die Konkurrenz um so rücksichtsloser sein, je mehr sich die Rivalen in bezug auf ihre Bedürfnisse gleichen. Ausschlaggebend für die Selection sind hierbei die kleinen individuellen Unterschiede in der Organisation, der Fruchtbarkeit und in den Instinkten bzw. psychischen Fähigkeiten, wofür Haacke den Ausdruck dotationelle Selection eingeführt hat im Gegensatz zu der schon früher besprochenen konstitutionellen Auslese. Es lassen sich hier dieselben zwei Hauptformen unterscheiden, welche wir bei dem interspeziellen Kampfe kennen gelernt haben.

I. Der direkte oder aggressive Intraspezialkampf: die Artgenossen bedrohen sich gegenseitig an Leib und Leben. Diese Form zeigt sich eigentlich nur bei den Tieren, da die Individuen einer Pflanzenspecies nicht die Mittel haben, übereinander herzufallen, sondern sich höchstens verdrängen durch schnelleres Wachstum oder andre Vorzüge. Dieser intraspezielle Aggressivkampf tritt in drei, meist scharf geschiedenen Weisen auf:

Digitized by Google

a) als Kampf zwischen ungleichalterigen Artgenossen. So fressen Raubtiere nicht selten ihre eignen Jungen, welche sie anfangs gesäugt und gepflegt haben, auf; der männliche Stichling baut bei Beginn der Brunstzeit ein kunstreiches Nest, bewacht die Eier und die jungen Fischchen, um nachher plötzlich an der eignen Brut sich zu vergreifen. Der Magen der Frösche ist zuweilen ganz vollgepfropft von den Kaulquappen der eignen Art. Während in diesen und ähnlichen Fällen die Jungen durch die Alten dezimiert werden, finden wir, daß umgekehrt die Coccinelliden-Larven nach Schröder (1902, S. 27) häufig die noch nicht erhärteten Puppen der eignen Art fressen, selbst wenn sie genügend andre Nahrung (Blattläuse) zur Verfügung haben.

b) als Kampf zwischen gleichalterigen Artgenossen, sobald ein Individuum erkrankt oder sonstwie geschwächt ist. Die Helgoländer Fischer binden den Hummern, welche in einem schwimmenden Bassin frei im Meere gehalten werden, die Scheren zusammen, weil sie jeden frisch gehäuteten Bruder erbarmungslos auffressen. Auch die eben ausgeschlüpften Hummer zeigen schon diesen Kannibalismus, der auch für viele andre Krebse konstatiert ist. Die Weibchen vieler Spinnenarten verfolgen die kleineren Männchen auf das grimmigste. Forellenbarsche werden vielfach in Karpfenbrutteichen gehalten, um ein Überhandnehmen der Kaulquappen zu verhindern. Haben die Fische sich aber zu stark vermehrt, so fressen sie sich gegenseitig auf. In zoologischen Gärten dürfen nur gleich starke und gesunde Eulen in demselben Käfig gehalten werden, weil jedes erkrankte Tier sofort von seinen Genossen verschlungen wird. Reischeck (Verh. Internat. Zool. Kongreß Berlin 1901, Jena 1902, S. 1002) beobachtete den fast fluglosen neuseeländischen Höhlenpapagei (*Stringops habroptilus*) in seiner Heimat und berichtet, daß die Männchen sich gegenseitig mit dem Schnabel an der Kehle packen, wobei das schwächere zuweilen getötet wird, und als er einst mehrere Männchen und Weibchen in demselben Käfig hielt, um sie auf einer unbewohnten Insel auszusetzen und vor dem Aussterben zu sichern, lohnten ihm die Männchen dies damit, daß sie vier Weibchen in einer Nacht totbissen.

c) als Brunstkampf der Männchen untereinander, namentlich bei polygamen Arten, worauf ich im Kapitel über die sexuelle Selection näher eingehe.

II. Der indirekte oder Konkurrenzkampf der Artgenossen ist bei Tieren und Pflanzen überaus häufig. Er äußert sich als Wettbewerb um die gleichen Lebensgüter, um Nahrung,

Digitized by Google

Raum, Licht, Gelegenheit zur Fortpflanzung, zum Nisten und dergleichen in tausendfältiger, in jedem Lebensabschnitt wechselnder Weise. Manche Forscher mit geringer biologischer Erfahrung haben behauptet, daß für viele Tiere, namentlich für herbivore Arten, ein Nahrungsmangel nie eintreten könne. Für Hasen, Kaninchen, Feldmäuse und ähnliches Getier sei die Tafel stets überreichlich gedeckt. Sie vergessen, daß der Kampf ums Dasein sich in Krisen, in periodischen Zeiten der Not äußert. Wenn wochenlang tiefer Schnee die Erde deckt oder im Spätsommer eine Periode großer Dürre einsetzt, dann wird für viele Arten die Nahrung knapp, und alle schwächlichen Individuen gehen zugrunde. Aber selbst in normalen Jahren ist keineswegs immer ein Nahrungsüberschuß vorhanden. Sonst wäre es unverständlich, daß alle drei (bzw. vier) Jahre die Maikäfer besonders zahlreich und in den dazwischen liegenden Jahren regelmäßig weniger häufig sind. Der erste Jahrgang findet das Terrain noch verhältnismäßig unbesetzt und kommt daher leicht über die kritische Jugendzeit hinweg, während die zwei folgenden Jahrgänge dieser Konkurrenz nicht gewachsen sind. Dazu kommt weiter, daß viele Arten zeitweise oder dauernd in großer, manchmal ungeheurer Individuenzahl zusammen leben — man denke an die Vögel zur Zugzeit, Raupennester, Heuschrecken- und Heringsschwärme —, und daß dann der Nahrungswettbewerb sehr scharf wird. Auf einer Korallenbank findet ein intensiver Wettbewerb statt um feste und auch in andrer Hinsicht geeignete Punkte, welche zur Festheftung der Larven dienen können. Auf einer Wiese machen sich Tausende von Keimlingen den Raum strittig, während im Urwald alle Pflanzen untereinander um Raum und um Licht ringen. Die Männchen einer Art konkurrieren indirekt untereinander um die Weibchen, indem diejenigen mit den besten Bewegungs- und Sinnesorganen die Weibchen zuerst auffinden und befruchten. Nirgends ist diese Auslese schärfer als bei der Biene, bei der die ausschwärmende Königin von Hunderten von Drohnen verfolgt wird, die überwiegend demselben Stock entstammen, also Brüder der Königin sind und von denen nur eine copuliert; vielleicht liegt hierin der Grund, weshalb bei dieser Art die intensive Inzucht nicht zur Degeneration geführt hat, indem sie ihr Gegengewicht in jener Selection findet. Weitere Angaben über die sexuelle Auslese folgen in einem späteren Kapitel.

Zum Intraspezialkampf wird man in vielen Fällen auch den Kampf der Varietäten untereinander oder mit der Stammform rechnen können, wenn nämlich die Abarten sich nur morphologisch, aber nicht

Digitized by Google

in der Lebensweise unterscheiden. Das letztere aber dürfte bei den konstanten Abarten die Regel sein. Gegen die dotationelle Auslese haben sich viele Forscher (z. B. Mivart, Nägeli, Spencer, Haacke, Pfeffer, Delage) ausgesprochen auf Grund des Satzes, daß kleine individuelle Unterschiede überhaupt keine Entscheidung über Leben und Tod oder über die Zahl der Nachkommen herbeiführen, also nie Selectionswert haben können. Ich habe diesen Einwand oben (S. 81ff.) ausführlich zu widerlegen versucht und brauche deshalb hier nicht auf ihn zurückzukommen. Ich möchte hier nur noch einmal an zwei besonders wichtige Punkte erinnern, nämlich erstens daran, daß es inkonsequent ist, wie es so oft geschieht, die konstitutionelle Selection anzuerkennen und die dotationelle zu leugnen, denn eine stärkere Konstitution beruht sehr oft auf kleinen morphologischen Differenzen, wie sie beim Menschen z. B. häufig zwischen Geschwistern und sogar Zwillingen beobachtet werden. Wir sprechen von einem phthisischen oder apoplektischen Habitus, um damit kleine Abweichungen von den normalen Körperproportionen zu bezeichnen, welche eine Disposition zur Erkrankung erfahrungsgemäß bedingen. Ebenso bekannt ist, daß unabhängig von den Genitalorganen das männliche Geschlecht für diese (z. B. Lepra), das weibliche für jene Erkrankungen besonders empfänglich ist, was ebenfalls beweist, daß kleine Unterschiede im Bau Selectionswert haben können. Der zweite Punkt ist, daß die Zahl der Nachkommen und die Pflege derselben sehr oft in hohem Maße abhängt von dem individuellen Wohlbefinden, daß dieses aber leicht von Kleinigkeiten wesentlich beeinflußt wird. Eine einzige Bremse, welche sich auf einem Säugetier so niederzusetzen vermag, daß sie nicht verscheucht werden kann, vermag dasselbe so zur Verzweiflung zu bringen, daß es seine Jungen verläßt. Manche scheinbar nutzlose Einrichtungen erklären sich aus solchen Erwägungen, so z. B. die Pinselhaare vor der Penisöffnung vieler Säuger und das Stummelschwänzchen beim Reh, welches den Anus schützt. Man sei daher nicht zu rasch bei der Hand mit dem Urteil, daß dieses oder jenes kleine Organ, diese oder jene Farbe oder Zeichnung bedeutungslos sei. Hierzu ist eine sehr genaue Kenntnis der Lebensweise und Existenzbedingungen notwendig. Manche Verhältnisse erscheinen auf den ersten Blick sogar schädlich, während sie in Wirklichkeit sehr wichtig sind, so z. B. daß viele Säuger in den ersten Tagen nach der Geburt geschlossene Augen und Ohren besitzen (Hund, Gürteltier). Diese Blindheit und Taubheit hält die Jungen im Nest zusammen, während die Mutter auf Nahrung ausgeht, und verhindert, daß sie sich verlaufen.

Digitized by Google

Schließlich sei hier noch des Einwandes von Heincke (1898, S. XCIII) gedacht, welcher besagt, daß im Grunde genommen alle Individuen gleich gut ausgerüstet seien, denn wenn auch *A* in einer Eigenschaft besser sei als *B*, so sei dafür *B* wieder in einem andern Organ bevorzugt, und wenn ein Merkmal bei *A* extrem nach der Plusseite ausgebildet sei, so wären dafür andre nach der Minusseite entwickelt. »Die Summe der Quadrate der Abweichungen der einzelnen Eigenschaften vom idealen Typus ist bei allen Individuen einer Familie (Rasse) dieselbe und zugleich ein Minimum.« Da nun im Kampf ums Dasein nicht die einzelne Eigenschaft, sondern das Zusammenspiel aller entscheidet, so sind alle Artgenossen als gleich gut organisiert anzusehen, und die Züchtung einer besseren Rasse durch Überleben der bevorzugten Individuen ist ausgeschlossen. Zu diesem Resultat gelangte Heincke auf Grund der Messungen von Tausenden von Heringen. Ich halte dasselbe für ein total irriges Produkt von Stubengelehrsamkeit aus folgenden Gründen. Erstens basiert dieses Ergebnis auf den Messungen von annähernd ausgewachsenen Heringen, die also alle das Sieb der Selection schon mehr oder weniger passiert hatten und gar kein Urteil darüber gestatten, wie viele minderwertige Exemplare ursprünglich unter ihnen waren. Zweitens entscheidet im Kampfe ums Dasein durchaus nicht immer die Summe aller Eigenschaften, sondern sehr oft eine bestimmte Leistung. Drittens gibt Heincke (S. C) selbst zu, viele kranke, verstümmelte und verkrüppelte Heringe beobachtet zu haben, wodurch die Ungleichwertigkeit der Artgenossen bewiesen ist, denn selbst wenn diese sich eine Zeitlang zu halten vermögen, so müssen sie bei der nächsten »Krise« in der Mehrzahl unterliegen. Heinckes Ansichten sind ebenso irrig, als wenn jemand aus der Betrachtung unsrer Regimenter schließen wollte, alle deutschen Jünglinge seien kerngesund, oder daß etwaige Krüppel durch ihr Leiden nicht benachteiligt seien, da ja der Schaden durch andre Eigenschaften kompensiert würde.

Die transformierende Wirkung der intraspeziellen Kampfformen wird in derselben Weise zu beurteilen sein wie beim Interspezialkampf, denn hierfür ist es gleichgültig, ob sich gleiche oder fremde Arten gegenüberstehen. Der Aggressivkampf wird dahin führen, daß die stärksten und gesundesten Tiere erhalten bleiben, wodurch die Art vor Degeneration bewahrt oder, wenn günstige Variationen vorhanden sind, verbessert wird. Der Konkurrenzkampf wird in vielen Fällen durch den Grad der Fruchtbarkeit entschieden werden, die ja wieder von den Details der Organisation abhängt; in andern Fällen

Digitized by Google

wird der Erfolg direkt von der Güte einzelner Organe bedingt werden, indem z. B. das schnellste Individuum zuerst die beste Nahrung für sich beansprucht oder zuerst zur Copulation gelangt. Hierdurch wird ebenfalls die Art auf der Höhe der Anpassung erhalten oder nach der günstigen Seite abgeändert.

4. Gleichzeitigkeit der verschiedenen Formen des Kampfes ums Dasein.

Die im vorstehenden analysierten Erscheinungen der Konstitutional-, Interspezial-, Intraspezial- und Katastrophal-Auslese können sich gleichzeitig für jedes Altersstadium einer Art, vom Ei bis zur sexuellen Reife, abspielen, womit natürlich nicht gesagt ist, daß sie in jedem Moment alle auftreten. Im Gegenteil, die verschiedenen Formen pflegen nur von Zeit zu Zeit sich zu äußern, aber trotzdem dürfte kein Entwicklungsstadium einer freilebenden Art von ihnen verschont bleiben. So entsteht jene unendlich wechselvolle Kette von Vorgängen, welche wir nur mit dem Ausdruck »Kampf ums Dasein« kurz zusammenfassen können, und die nur der versteht, welcher mit biologisch geschultem Auge das komplizierte Ineinandergreifen aller natürlichen Faktoren im Kreislauf des Jahres zu würdigen weiß. Da wir eben vom Heringe sprachen, so sei daran erinnert, wie mannigfaltig allein der Interspezialkampf dieses Tieres verläuft, indem Feinde aus allen Klassen des Tierreichs ihn bedrohen. Der abgesetzte Laich wird von Seesternen, Krustern und Grundfischen gefressen, das junge pelagisch lebende Fischchen wird von den verschiedensten Planctonfressern bedroht, und dem erwachsenen schillernden Meeresbewohner jagt ein Heer von Feinden nach, von denen hier nur die wichtigsten genannt sein mögen: Mensch — *Gadus morrhua, virens, pollachius* — *Lota molva, Scomber scomber, Thynnus vulgaris, Salmo salar* — *Acanthias vulgaris* und andre Haie — Wale aus den Gattungen *Balaenoptera, Delphinapterus, Hyperoodon, Globiocephalus, Orca* und *Phocaena* — Seehunde — *Sula bassana, Alca torda, Uria-, Colymbus-* und Mövenarten. Selbstverständlich steht der einzelne Hering diesen Verfolgern oft völlig wehrlos gegenüber, wie irgend einer andern katastrophalen Übermacht. Aber in sehr vielen Fällen werden gewisse Individuen auf Grund ihrer Organisation den Gefahren zu entgehen wissen. Die Heringsfischer dürfen ihre Fleete (Schwebenetze) nur nachts auslegen, weil am Tage die Fische sie dank ihrer großen Augen meiden. Wie oft nun ein Hering mit geringerem Sehvermögen in dem Netze sich fängt, während das besser sehende Individuum zur Seite schwimmt,

Digitized by Google

läßt sich nicht feststellen, aber daß häufig eine derartige Auslese vorkommt, wird wohl niemand leugnen. Ebenso werden die andern Schutzmittel des Herings: die große Fruchtbarkeit, welche auf 30000 Eier im Jahr geschätzt wird; der Umstand, daß diese am Boden festgeheftet werden, in dessen Schlupfwinkel die Fischchen in den ersten Tagen ihres Lebens sich verborgen halten; die Schutzfarbe des Körpers (oben grünglänzend, unten weißlich); endlich das brillante Schwimmvermögen — als »Anpassungen« ihren Zweck erfüllen und viele vor dem Untergange bewahren, so daß trotz aller Verfolgungen die Art sich hält.

So ist der Kampf ums Dasein das Mittel, dessen sich die Natur bedient, um das organische Gleichgewicht zwischen den Bewohnern eines Gebietes aufrecht zu erhalten, jenes relativ konstante Zahlenverhältnis der Individuen der zusammenlebenden, sich gegenseitig bedingenden Tiere und Pflanzen. Vermehrt oder vermindert sich ein Glied in dieser Kette durch irgend einen Umstand in ungewöhnlichem Maße, so werden zahlreiche andre Glieder ebenfalls günstig oder ungünstig beeinflußt. So hat das Eingreifen des Menschen auf die Tier- und Pflanzenwelt der Erde enorm eingewirkt, so hat in Spanien die schonungslose Vernichtung der Singvögel die Heuschreckenplage hervorgerufen, und jede Nonnenepidemie greift nicht nur in den Bestand unsrer Wälder ein, sondern schädigt damit indirekt viele andre Organismen.

5. Intensität der verschiedenen Kampfformen.

Einige Forscher haben zu ermitteln gesucht, in welcher Form der Kampf ums Dasein vornehmlich auftritt. Obwohl Darwin im dritten Kapitel des »Ursprungs der Arten« an vielen Beispielen die Abhängigkeit einer Art von andern Arten schildert, stellt er doch am Schlusse den Satz auf, daß der Kampf ums Dasein fast immer am schärfsten »zwischen den Individuen oder Varietäten derselben Art« ausfällt und gibt zum Beweise an, »denn sie besuchen dieselben Gebiete, verlangen dieselbe Nahrung und sind denselben Gefahren ausgesetzt«. Hiergegen hat Rolph (1884, S. 80ff.) mit Recht bemerkt, daß wir über die verwickelten Wechselbeziehungen, welche über Sein oder Nichtsein der Individuen einer Art entscheiden, eigentlich immer zuwenig wissen, um jenen Satz von Darwin zu unterschreiben. Es ist sehr gut möglich, daß die eine Art (z. B. im hohen Norden oder am Rande der Wüste) besonders durch den Konstitutionalkampf dezimiert wird, während eine andre sich besonders gegen Parasiten

Digitized by Google

zu wehren hat und bei einer dritten das Ringen am heftigsten zwischen den eignen Artgenossen wütet. Ferner sind ja selbst die verschiedenen Altersstadien einer Art ganz verschiedenen Gefahren ausgesetzt, und es wird ganz unmöglich sein, die wechselnden Vernichtungsziffern annähernd so genau zu bestimmen, daß sie miteinander verglichen werden können. Wer vermöchte anzugeben, wieviel Austernlarven katastrophal durch ungünstige Strömungen vernichtet werden, wie viele den Schwankungen der Temperatur und des Salzgehalts zum Opfer fallen, wie viele nach ihrer Festheftung von Seesternen, Schnecken und Grundfischen gefressen werden! Dazu kommt, daß der intraspeziale Konkurrenzkampf meist durch die Adultenziffer, also erst in der nächsten Generation, sich entscheidet und einer Abschätzung sich völlig entzieht. Auf Grund solcher Erwägungen halte ich jenen Satz von Darwin in seiner Allgemeinheit nicht für richtig, obwohl er natürlich für viele Arten zutreffen wird; er ist wenigstens nicht aufrecht zu erhalten, wenn man den Konstitutionalkampf vom Intraspezialkampf trennt. Wenn Darwin in jenem Satze von »denselben Gefahren« spricht, so meinte er vermutlich den Kampf der Artgenossen gegen die gleichen Unbilden der Natur, und in diesem Sinne läßt sich jener Satz schon eher verteidigen.

Wie Darwin nach der einen Seite über das Ziel hinausschießt, so Kropotkin (1902, S. 5) nach der andern, wenn er auf Grund seiner Beobachtungen in Sibirien behauptet, daß, »obwohl eine ungeheuere Menge von Krieg und Vernichtung zwischen verschiedenen Arten und besonders zwischen verschiedenen Klassen von Tieren sich abspielt, dennoch gleichzeitig ebensoviel oder vielleicht sogar mehr gegenseitige Unterstützung, Hilfe und Verteidigung zwischen Tieren derselben Art oder wenigstens derselben Gesellschaft vorkommt«. Er verweist auf die gesellig lebenden Tiere und behauptet, daß sie gerade wegen dieser Lebensweise innerhalb ihrer Klasse die höchste Stufe der Intelligenz und Körperorganisation erreicht haben. Dies trifft für einige Gruppen (Papageien, Affen, Ameisen, Bienen) zu, während die gesellig lebenden Antilopen und Nager sich nicht durch besondere Intelligenz auszeichnen. Man kann auch zugeben, daß soziale Tiere vielfach zusammenarbeiten und sich unterstützen durch gemeinsame Abwehr der Feinde, Ausstellen von Schildwachen und andre Maßnahmen, aber trotzdem ist es total irrig, zu glauben, daß eine Konkurrenz zwischen den Artgenossen fehlt. Unter Hunderten von Drohnen gelangt nur eine zur Copulation, und gerade bei polygamen Tieren kämpfen die Männchen untereinander äußerst erbittert. In Zeiten der Not verdrängen die stärksten und schnellsten

Digitized by Google

Individuen die schwächeren von den Futterplätzen und erzeugen mehr Nachkommen. Der Tierbestand einer Gegend hängt nicht, wie KROPOTKIN richtig bemerkt, davon ab, wie viele Individuen zur günstigsten Jahresperiode, sondern zur ungünstigsten ihr Fortkommen finden. Die Krisen im Kampf ums Dasein bestimmen das Geschick der Art, und während derselben konkurrieren die Artgenossen auf das heftigste. Mag der Intraspezialkampf sich auch nur relativ selten zeigen, er bleibt für die Evolution nicht minder wichtig. Ich finde in dem interessanten Buche von KROPOTKIN einen richtigen Gedanken, daß nämlich die soziale Lebensweise einen Vorteil im Kampfe ums Dasein bedeutet, und einen falschen, daß hierdurch der Intraspezialkampf fast aufgehoben wird. Dieser Trugschluß wird schon durch die Geschichte der Menschheit und durch zahlreiche Beobachtungen an Tieren völlig hinfällig. FRANCÉ (1907) beruft sich in seinem an vielen Stellen sehr kritiklos geschriebenen Buche über den heutigen Stand der DARWINschen Fragen auf KROPOTKIN und glaubt, daß jetzt der Lehre vom Kampf ums Dasein jede Berechtigung entzogen sei, obwohl KROPOTKIN doch nur die eine Form desselben bestreitet, alle übrigen aber zugibt.

6. Oberes und unteres Gebiet der Elimination.

Die Frage, ob der Abänderungsspielraum nur ein unteres Gebiet der Auslese (im Sinne von Elimination) oder auch noch ein oberes umschließt, ist von AMMON (1896, S. 28 ff.) am gründlichsten behandelt worden. Bei allen meßbaren Variationen oder solchen, die sich sonst irgendwie in eine natürliche Skala (Farben) einreihen lassen, hat sich gezeigt, daß dieselben der GAUSSschen Wahrscheinlichkeitsformel folgen, d. h. daß mit wachsender Entfernung vom Mittel die Häufigkeit des Vorkommens immer rascher abnimmt. Ordnet man nun sämtliche beobachtete Fälle einer Variation (etwa die Länge eines Flügelknochens) zu einer Wahrscheinlichkeits- oder Häufigkeitskurve an, so ist es klar, daß es ein unteres Gebiet der Elimination geben muß: alle Knochen unter einer bestimmten Länge werden nicht genügend leistungsfähig sein und daher ausgemerzt werden. In dem genannten Beispiel wird es sicherlich auch ein oberes Gebiet der Elimination geben, denn wenn der Knochen zu lang wird, so wird er zu schwer beweglich und daher weniger leistungsfähig. Bestimmte Anpassungen erfordern fast immer ein bestimmtes Größenverhältnis der einzelnen Teile. Wird dieses daher nach der positiven oder negativen Seite überschritten, so sinkt die Leistungsfähigkeit, und es muß daher

Digitized by Google

jenseits einer oberen und einer unteren Linie des Abänderungsspielraums das Gebiet der oberen bzw. der unteren Elimination beginnen. Welches von diesen Gebieten das ausgedehntere ist, muß davon abhängen, nach welcher Richtung eine Vervollkommnung der Anpassung möglich ist. Bei unzweckmäßigen Bildungen ist diese Richtung nach der negativen Seite, d. h. je kleiner dieselben werden, desto besser ist es für das Individuum. In einem solchen Falle muß das obere Gebiet der Elimination das ausgedehntere sein, und das untere wird vielleicht vollständig fehlen oder nur insofern vorhanden sein, als eine zu weitgehende Verkleinerung korrelative Störungen in benachbarten Organen hervorruft. Umgekehrt in den viel häufigeren Fällen, daß eine Vervollkommnung nur nach der positiven Seite möglich ist. Zwei Gebiete der Elimination werden demnach immer dann vorhanden sein, wenn für ein Organ eine mittlere Größe am günstigsten ist, die Extreme nach beiden Seiten aber schädlich sind, sei es, daß dadurch das Organ selbst geschädigt oder ein benachbartes Organ korrelativ in Mitleidenschaft gezogen wird. Die oben erwähnten Untersuchungen von Bumpus (1899) an den Sperlingen, die in einem Unwetter zugrunde gingen, bestätigen das Gesagte, insofern sie im Vergleich mit den Überlebenden sämtlich nach dieser oder jener Richtung hin extrem gebaut waren. Ammon erinnert an die menschlichen Verhältnisse, wo das untere Gebiet, dasjenige, in dem die Auslese am grausamsten wütet, von dem Proletariat dargestellt wird, während es an der oberen Grenze die geistig exzessiv veranlagten Naturen, die Talente und Genies, verfolgt. In allen solchen Fällen übt die Selection eine konservative Wirkung aus, indem sie die Organismen nur auf der Höhe der jeweilig erforderlichen Anpassung erhält, die Extreme nach jeder Richtung aber, wie Wallace (1896, S. 483) sagt, »kontinuierlich oder intermittierend« ausmerzt.

Im Gegensatz zu dieser zweiseitigen Elimination stehen einige Organe, bei denen immer oder fast immer nur eine einseitige Ausmerzung stattfinden kann. Wenn bei der allmählichen Verkleinerung rudimentärer Organe Selection überhaupt mitspielt, so wird wohl nur in den seltensten Fällen ein Nachteil aus einer zu weitgehenden Rückbildung entstehen. Hier wird als Regel höchstens ein oberes Eliminationsgebiet vorhanden sein. Ferner kann ein Sinnesorgan wohl kaum zu leistungsfähig sein, d. h. innerhalb der Grenzen der individuellen Variabilität ist wohl nur eine Vernichtung möglich von Tieren, die zu schlecht sehen oder hören, aber nicht von solchen, die zu gute Augen oder Ohren besitzen. Denkbar ist ja natürlich, daß ein Tier ein so feines Gehör hat, daß es darunter

Digitized by Google

leidet, indem es z. B. durch jedes kleine bedeutungslose Geräusch unnötigerweise aufgeschreckt wird, ähnlich wie man sich in einer Großstadt gegen die moderne Klavierseuche zuweilen Ohren wünscht, die wie bei einem *Galago* zusammenfaltbar sind. Aber derartige Fälle kommen in der Natur wohl kaum vor, denn mit zunehmender Feinhörigkeit wächst auch das Unterscheidungsvermögen. Ich verstehe deshalb nicht recht, wie Weismann (1892, S. 585) dazu kommt, vom Auge des Falken zu sagen, es »genügt zur Existenz der Art und schließt deshalb eine jede weitere Steigerung der Augengüte auf dem Wege der Naturzüchtung vollkommen aus«. Ich meine, auch in diesem Falle muß die Selection wirken, falls nur die für sie notwendigen Vorbedingungen, d. h. selectionswertige Variationen, vorhanden sind.

In einzelnen Fällen kann auch ein mittleres Gebiet der Elimination vorhanden sein, wenn nämlich die extremen Varianten die begünstigsten sind. Die Folge wird dann eine Spaltung der Art in zwei Varietäten sein. Ein gutes Beispiel hierfür hat uns R. v. Wettstein (1900) geliefert. Eine Anzahl Gebirgswiesenpflanzen aus den Gattungen Alectorolophus (Klappertopf), Euphrasia (Augentrost) und Gentiana (Sectio Endotrichia) sind »saisondimorph«, d. h. sie treten in einer frühblühenden und einer spätblühenden Sippe auf, welche vor bzw. nach der Heuernte zur Blüte kommen. Ihre nächsten Verwandten, welche an solchen Stellen leben, wo nicht gemäht wird, sind »monomorph« und repräsentieren zweifellos den ursprünglichen Zustand, welcher durch das regelmäßig zur Sommerszeit erfolgende Eingreifen des Menschen in zwei Rassen gespalten wurde, indem nur die Individuen mit extremer Blütezeit erhalten blieben. Man kann sich leicht vorstellen, daß ähnliche Fälle vorkommen, daß z. B. von einer viel verfolgten Tierart die größten Individuen wegen ihrer Stärke sich behaupten, und die kleinsten, weil sie besonders leicht passende Schlupfwinkel finden, während die mittleren Größen zugrunde gehen.

Andre Klassifikationen des Kampfes ums Dasein. Anhangsweise mögen jetzt noch einige Versuche, die Wirkungen und Formen des Kampfes ums Dasein zu klassifizieren, welche von andern Forschern herrühren, besprochen werden.

a) Askenasy (1872, S. 43 ff.) unterscheidet drei verschiedenartige Folgen des Kampfes ums Dasein:

Digitized by Google

1. eine rein negative, zerstörende. Viele Pflanzenkeime gehen zugrunde, weil sie auf ungünstigen Boden fallen. Die überlebenden aber werden dadurch nicht besser. »So hätte also seit undenklichen Zeiten ein überaus heftiger Kampf um das Leben von den Organismen geführt werden können, ohne daß wir an dem Bau derselben irgend eine Spur wahrnehmen könnten, die auf das Bestehen eines solchen Kampfes hinweisen würde.« Askenasy meint hiermit das, was ich als katastrophale Elimination bezeichne;
2. eine erhaltende, konservierende, indem die schädlichen Variationen unterdrückt werden und der Organismus auf der Höhe der Anpassung gehalten wird;
3. eine auswählende und kombinierende. Diese ist die wichtigste, und man hat sie hauptsächlich im Auge, wenn man von natürlicher Zuchtwahl spricht. »Hierin zeigt sich der Kampf um das Leben wirklich schöpferisch, indem er durch Ansammlung und Verbindung verschiedenartiger Variationen neue Formen oder Einrichtungen schafft, die ohne ihn nie hätten entstehen können; Einrichtungen, welche die Anpassung der Organismen an ihre äußeren Lebensbedingungen herstellen.«

Eine vierte, ebenfalls sehr wichtige Folge des Kampfes ums Dasein wird von Askenasy nicht erwähnt, nämlich seine extensive Wirkung. Er treibt beständig die Organismen zu immer weiterer Ausbreitung und zur Annahme neuer Lebensgewohnheiten, zwei Faktoren, die dann wieder auf die Organisation einwirken. Vgl. Kap. V, 1.

b) Eine sehr ausführliche Analyse der verschiedenen Formen der Auslese hat Gulick (1890, S. 329 ff.) gegeben. Sein Schema siehe S. 195.

Wer diese Liste durchsieht, findet darin eine Menge Ausdrücke, die an sich durchaus unverständlich sind, und von denen man daher nicht behaupten kann, daß sie als Termini technici glücklich gewählt seien. Man kann ein erfahrener Zoologe sein und doch ratlos vor einer »unbalanced sustentational domination« stehen, ohne auch nur zu ahnen, was der Autor damit hat andeuten wollen. Derartige Kunstausdrücke pflegen sich nicht einzubürgern. Zur Erklärung derselben diene folgendes. Balanced Selection ist nach Gulick eine Auslese der Durchschnittsexemplare einer Art, wodurch alle minderwertigen Individuen ausgemerzt werden, die Art als solche aber nicht verändert, sondern nur auf der Höhe der Anpassung erhalten wird.

Digitized by Google

Forms of Selection

Environal Selection

Adaptational Selection
Natural Selection

Balanced / Unbalanced — Active / Passive — Comparative / Superlative

Rational Selection
Artificial Selection

Balanced / Unbalanced — Active / Passive — Comparative / Superlative

Reflexive Selection

Conjunctional Selection

Balanced / Unbalanced — Sexual / Social / Filio-parental — Comparative / Superlative

Institutional Selection

Balanced / Unbalanced — Ecclesiastical / Military / Sanitary / Penal — Comparative / Superlative

Dominational Selection

Balanced / Unbalanced
- Sustentational Domination
- Protectional »
- Nidificational »
- Nuptial »

Unbalanced Selection nennt Gulick die Auslese der vom Durchschnitt abweichenden, irgendwie begünstigten Formen. Sie allein führt zur Umänderung der Art. Man könnte diese Begriffe demnach viel klarer ausdrücken durch die Worte »nichttransmutierend« und »transmutierend«.

Comparative Selection ist eine Auslese, bei welcher die Rivalität der Individuen einer Art nicht zur Geltung kommt, sondern nur der Grad der Anpassung an die Umgebung entscheidet. Superlative Selection entspringt aus dem Wettbewerb der Individuen einer Art um die gleichen Güter des Lebens. Diese beiden Begriffe wären klarer auszudrücken durch »ohne Konkurrenz« und »mit Konkurrenz«.

»Aktiv« nennt Gulick die Selection, wenn sie resultiert aus einem verschiedenen Gebrauch der Kräfte des Organismus, unabhängig von einer Veränderung der Umgebung. »Passiv«, wenn die Umgebung des Tieres sich ändert durch örtliche Prozesse oder durch Wanderung desselben in ein andre Gegend. Hierfür ließe sich also im Interesse der Deutlichkeit sagen: bei konstanter bzw. bei veränderter Umgebung.

Glücklicher ist Gulick gewesen bei Aufstellung der zwei Hauptkategorien: Environale Selection = Auslese in Beziehung zur

Digitized by Google

Umgebung, und Reflexive Selection = Auslese durch die Beziehungen der Artgenossen zueinander, aber ohne Bezug auf die sonstige Umgebung. Jedoch sind dieselben Gegensätze schon in den Worten komparative und superlative enthalten.

Eine Erklärung der »Conjunctional Selection« vermisse ich bei Gulick, doch kann darunter wohl nur verstanden sein eine Auslese solcher Individuen, welche am meisten die Fähigkeit besitzen, mit Artgenossen zur Erhaltung der Species zusammenzuwirken. Es kann sich dieses Kooperieren erstrecken auf die Geschlechtstätigkeit, die Pflege der Nachkommenschaft und auf soziale Instinkte. Habe ich in dieser Hinsicht Gulick recht verstanden, so müßte freilich der Zusatz »comparative« fehlen, denn eine Konkurrenz der Individuen muß hierbei stets stattfinden. Neuerdings (Gulick, 1905, S. 139) finde ich bei ihm die Erklärung: »Conjunctional selection, produced by cooperation of individuals especially by means of the coordination of instincts and habits with qualities.«

Unter »Dominational Selection« versteht Gulick eine Auslese derjenigen, die zwar nicht besser an die Umgebung angepaßt sind als die übrigen Artgenossen, aber ihnen doch überlegen sind »in appropriating advantages«, im Ausnutzen von Vorteilen. Er unterscheidet vier Formen, je nachdem die Tiere im Erwerb des Unterhalts, in der Fähigkeit sich zu schützen, Nester zu bauen und sich in den Besitz der Weibchen zu setzen voneinander differieren. Das Wort nidificational soll sich vielleicht nicht bloß auf den Nestbau, sondern allgemein auf den Schutz der Jungen beziehen, denn es ist klar, daß die Liste der Dominational Selection viel größer ausfallen müßte, wenn solche spezielle Verhältnisse wie der Nestbau darin Aufnahme finden.

In seiner jüngsten großen Arbeit (1905, S. 139) stellt Gulick noch folgende Kategorien auf:

Impregnational Selection durch Einrichtungen zur Erzielung einer möglichst großen Fruchtbarkeit: a) Dimensional Selection, b) Structural Selection, durch passende Länge oder Struktur der bei der Befruchtung tätigen Organe, c) Potential Selection, durch Koordination der Keimzellen, d) Fecundal Selection, durch richtiges Zahlenverhältnis der Geschlechter.

Regressive Selection, Auslese von Formen mit niederen Merkmalen.

Auf die rechts vom Mittelstrich des Schemas stehenden Selectionsformen, welche alle dadurch ausgezeichnet sind, daß sie unter der Verstandesherrschaft des Menschen stehen, gehe ich nicht näher ein,

Digitized by Google

da sie leichter zu verstehen sind. Er hat diese Kategorien neuerdings vermehrt um die Prudential Selection durch Eheverzögerung oder Nachkommenverhinderung.

Die Gulicksche Klassifizierung scheint mir einen großen Nachteil zu haben. Obwohl sie logisch unanfechtbar ist, läßt sie die wirklich wichtigen Beziehungen zuwenig vor den unwichtigen hervortreten. Man bedenke, daß die Dominational Selection nur Tiere umfaßt, welche an die Umgebung gleich gut angepaßt sind. Sie unterscheiden sich voneinander »not through being better fitted to the environment or to the organized methods of cooperation and assistance, but through being better able to overcome or outdo their rivals of the same species«. Es kann sich also dann nur um eine konstitutionelle Auslese handeln. Dieses Gebiet wird in vier Unterabteilungen gegliedert, während die wichtigen Gegensätze in der Auslese, die durch den Inter- bzw. Intraspezialkampf hervorgerufen werden, aus dem Schema überhaupt nicht ersichtlich sind, da sie zusammengefaßt werden als Superlative Natural Selection. Ferner läßt sich die konjunktionale Selection wohl nicht immer scharf von der dominationalen trennen; beide umfassen das Geschlechtsleben (sexual, nuptial) und die Pflege der Nachkommenschaft (filioparental, nidificational). Wenn ein Hahn schönere Federn besitzt und deshalb mehr Hennen um sich sammelt, so ist dies sexuelle Zuchtwahl und gleichzeitig dominationale, denn er verdrängt die übrigen Hähne. Ebenso wenn ein Weibchen durch bessere Brutpflege seinen Nachkommen eine größere Verbreitung sichert. Hier ist also offenbar die Klassifizierung etwas zu weit getrieben.

c) Kassowitz (1899, S. 131) unterscheidet folgende vier Arten des Kampfes ums Dasein:

1. den Kampf zwischen nahe verwandten Varietäten, Rassen oder Arten;
2. den Kampf einer ganzen Rasse, Varietät oder Art gegen belebte oder unbelebte feindliche Gewalten;
3. den Kampf zwischen Individuen derselben Art oder Rasse;
4. den Kampf der Individuen gegen äußere Feinde belebter oder unbelebter Natur.

Diese Übersicht deckt sich inhaltlich im wesentlichen mit der von mir gegebenen, aber sie ist nicht scharf logisch durchgeführt. Punkt 1 ist in 2 enthalten, denn wenn eine Rasse, Varietät oder Art gegen belebte Gewalten kämpft, so liegt darin als spezieller Fall, daß sie mit nah verwandten Arten rivalisiert. Ferner deckt

Digitized by Google

sich 2 mit 4, denn der Kampf einer ganzen Art gegen belebte oder unbelebte Gewalten läuft immer hinaus auf einen Kampf der Individuen.

d) Weismann (1904, II, S. 315) unterscheidet vier Formen der Auslese: Germinal-, Histonal-, Personal- und Kormalselection. Die ersteren beiden werden im folgenden Kapitel behandelt werden; die Personalselection wählt Individuen, die Kormalselection Kolonien (Tier- oder Pflanzenstöcke ev. auch Tierstaaten) aus. Ein Tierstock spielt im Kampfe ums Dasein dieselbe Rolle wie ein Individuum, und dasselbe gilt für solche soziale Insekten (Bienen), bei denen der ganze Staat von einem Weibchen abstammt und bei denen die Arbeiter unfruchtbar sind. Der Unterschied zwischen Personal- und Kormalselection ist daher nur äußerlicher Art und deshalb oben von mir vernachlässigt worden.

III. Kapitel:

Die Hilfstheorien der natürlichen Zuchtwahl.

1. Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl und andre Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere.

Die getrenntgeschlechtlichen Organismen, besonders die Tiere, zeigen in sehr vielen Fällen Charaktere, welche neben den Genitalorganen zur Unterscheidung der Geschlechter dienen können, da sie entweder nur dem einen Geschlechte zukommen oder bei Männchen und Weibchen in verschiedener Ausbildung angetroffen werden. Im Gegensatze zu den eigentlichen »primären« Genitalorganen mit ihren Anhangsdrüsen werden sie zusammengefaßt als »sekundäre Geschlechtscharaktere«[1]). Es gehören hierhin also sämtliche, bei den Geschlechtern einer Art differente Merkmale, welche nicht unbedingt notwendig sind für die Fortpflanzung, sondern entweder nur zur Erleichterung derselben dienen, oder in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit ihr stehen. In den meisten Fällen läßt sich dieser Gegensatz scharf durchführen, indem die primären Charaktere

[1]) Cunningham (1900, S. 43) braucht hierfür die Bezeichnung »unisexual characters«, welche aber nicht präzise ist, da aus ihr der Gegensatz zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen nicht ersichtlich ist.

Digitized by Google

auf Genitaldrüsen, ihre Ausführungsgänge und die direkt mit ihnen verbundenen Organe (z. B. Drüsen, Schwellapparate, Penisknochen) beschränkt werden. In manchen Fällen jedoch treten Organe, welche ursprünglich nichts mit der Fortpflanzung zu tun haben, in den Dienst derselben und erlangen schließlich eine solche Bedeutung, daß die Tiere ohne sie nicht zeugungsfähig sind. Dann kann es zweifelhaft sein, ob man sie noch zu den sekundären oder schon zu den primären Geschlechtscharakteren rechnen soll. Beispiele hierfür sind die Pterygopodien an den Hinterflossen der Haie, die röhrenförmige, als Penis fungierende Analflosse von *Anableps tetrophthalmus*, die zu Copulationsorganen umgewandelten Abdominalbeine der Krebse, der Hectocotylus der Tintenfische (Fig. 34), die Spermatophorenflasche am Unterkiefer der Spinnen, die Klammerantennen der Copepoden, die als Receptaculum seminis dienenden Cloakendrüsen der Salamander, also in der Regel Bildungen, welche zum Festhalten der Weibchen, zur vorübergehenden Aufbewahrung des Spermas und zur Überleitung desselben verwandt werden. Während derartige Organe von offenbarem Nutzen sind und sich daher durch die natürliche Zuchtwahl oder durch Gebrauchswirkung erklären lassen, gibt es zahlreiche sekundäre Geschlechtscharaktere, z. B. die Schmuckfarben und der Gesang der männlichen Vögel, welche im Kampf ums Dasein keinen Vorteil gewähren, sondern eher schaden werden, weil sie die Tiere möglichst auffällig machen und daher die Blicke der Verfolger auf sich ziehen[1]). Zur Erklärung derselben hat Darwin die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl aufgestellt, welche vielfach angegriffen

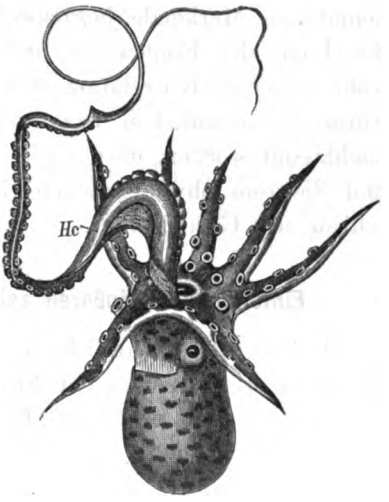


Fig. 34. *Argonauta argo*, ♂, mit Hectocotylusarm (*Hc*) zum Übertragen der Spermatophoren.

[1]) Ich kann mich nicht der Ansicht von Lameere (1904) anschließen, daß der Gesang der Vögel ursprünglich zum Verscheuchen der Raubtiere diente, und daß grelle Farben, welche beim Fluge hervortreten, in der Ruhe jedoch fehlen (blaue oder rote Hinterflügel mancher Heuschrecken) dadurch nützen, daß der Verfolger durch das plötzliche Verschwinden der Farbe düpiert wird.

Digitized by Google

worden ist, und deren Blößen sich ebenso leicht nachweisen lassen, wie es schwer ist, eine bessere Erklärung zu geben.

Zur Beurteilung ist es notwendig sich der ungeheuren Vielgestaltigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere stets bewußt zu bleiben. Ich gebe hier daher zunächst eine durch einige Beispiele illustrierte Übersicht und Einteilung derselben, da ich mich nicht erinnere, eine solche irgendwo gesehen zu haben. Als leitendes Prinzip lege ich die Bedeutung zugrunde, welche diese Organe für das Individuum bzw. für die Art haben. Bei Aufstellung dieser Liste habe ich nur die äußerlich sichtbaren oder sonstwie wahrnehmbaren Merkmale berücksichtigt, die inneren, welche sich auf die Lage der Eingeweide und andre Momente beziehen und die wohl immer in Korrelation stehen zu der verschiedenen Größe und Form des männlichen bzw. weiblichen Genitalapparates, sind vernachlässigt worden, ebenso wie auch die psychischen, die instinktiven und die rein physiologischen (Körperwärme, Pulszahl usw.) Unterschiede der Geschlechter.

Einteilung der äußeren sekundären Geschlechtscharaktere.

I. Gruppe: Charaktere, welche nützlich sind für den Besitzer bzw. dessen Nachkommen, aber in keiner direkten Beziehung zur geschlechtlichen Erregung stehen.

a) Differenzierungen der Organe, welche das Aufsuchen des andern Geschlechts erleichtern.

α) Sinnesorgane: die gekämmten Fühler der männlichen Blattwespen und Spinner, die Fühlerkeule mit 7 langen Blättern bei *Melolontha* ♂ (bei dem ♀ 6 kurze Blätter), die Augen der Drohnen und vieler Fliegen ♂ (*Bibio*, *Dilophus*), welche so groß sind, daß sie am Scheitel zusammenstoßen; die großen turbanförmigen Augen bei Eintagsfliegen ♂ aus den Gattungen *Cloë* und *Potamanthus*; die verlängerten Tastantennen der Daphnien ♂; die längeren Fühler der männlichen Bockkäfer, welche ein stärkeres Geruchsvermögen bedingen.

β) Bewegungsorgane: bei vielen Insekten haben die ♂ größere Flügel als die ♀, bei vielen Parasiten bleiben allein die ♂ beweglich. Schwimmhäute zur Brunstzeit an den Hinterbeinen von *Molge paradoxa*. Rückenkamm der Molche.

γ) Leuchtorgane.

Digitized by Google

b) Differenzierung zur Erleichterung der Begattung und Befruchtung.

Klammerorgane vieler Krebs ♂, Hectocotylus der Tintenfische (Fig. 34), verbreiterte Tarsen vieler Insekten ♂ (*Dytiscus*), accessorische Copulationsorgane, Daumenschwiele der Anuren ♂, vergrößerte Mandibeln mancher *Andrena* ♂.

c) Besondere Größe und Körperform des Weibchens durch ungewöhnliche Entwicklung des Ovars.

Termes. Psychiden. Parasitische Krebse.

d) Differenzierungen zur Brutpflege.

Milchdrüsen der weiblichen Säuger. Marsupium der Beuteltiere. Haarlosigkeit der Brust beim Weibe, um die Zitzen besser hervortreten zu lassen. Bruttasche des Seepferdchen ♂. Rückenwaben von *Pipa* ♀. Unter den Copepoden tragen die ♀ von *Calocalanus plumulosus* und *pavo* auffallend lange federförmige Schwebeborsten, die wohl das Tragen der Eiersäcke erleichtern.

e) Differenzierungen zum Schutze oder Angriff (Kampforgane).

α) passive: Schutzfärbung weiblicher Vögel. Mähne des Löwen, Bison, Babuin. Mimikry bei solchen Schmetterlings ♀, deren ♂ sie nicht besitzen.

β) aktive: Geweih der Hirsche (♂). Starke Eckzähne vieler Säuger ♂. Stoßzahn des Narwals. Bienenstachel. Sporn der Hähne. Starker Schnabel des Auerhahns (*Tetrao urogallus* ♂). Bedeutendere Größe vieler Männchen im Vergleiche mit den Weibchen bei Säugern und Vögeln.

f) Färbungsunterschiede, welche das Erkennen der Geschlechter erleichtern (»recognition marks« Wallace).

g) Unterschiede infolge verschiedener Lebensweise.

Das Körbchen der Arbeitsbiene. Flügellose ♂ mancher Feigenchalcidier. Parasitische ♀ (Krebse, Strepsipteren) im Gegensatz zu ihren freibeweglichen ♂. Die neuseeländische *Heteralocha acutirostris* Gould, deren ♂ mit dem kurzen breiten Schnabel das feste Holz aufmeißelt, während das ♀ mit dem langen gebogenen Schnabel aus morschem Holz die Larven heraussucht.

Digitized by Google

II. Gruppe: Erregungsorgane.

Sie finden sich fast ausschließlich bei den Männchen, und zwar sehr oft nur zur Brunstzeit; sie dienen dazu, um die geschlechtliche Erregung derselben zu dokumentieren und dadurch das mehr passive Weibchen zuerst sinnlich und dann sexuell zu erregen. Wie Jäger (1874, S. 127) zuerst näher ausgeführt hat, wirkt die Erregung des Männchens zuerst auf die Sinne (Auge, Geruch, Gehör) der Weibchen und veranlaßt dann reflektorisch auch eine geschlechtliche Erregung. Nur in ganz vereinzelten Fällen (Gattung *Turnix*, *Rynchaea* usw. siehe Darwin [1883, S. 452 ff.]) sind die Rollen beider Geschlechter morphologisch und in der Brutpflege mehr oder weniger vertauscht.

Diese Erregungsorgane lassen sich gliedern nach der Art und Weise, wie sie auf die Sinne der Weibchen einwirken.

a) Sie wirken auf den Gesichtssinn der Weibchen:

α) durch auffallende Farben: Kontrastfarben, Hochzeitskleid vieler Vögel, Fische, mancher Amphibien und Reptilien. Bei Vögeln häufig in Verbindung mit nackten Hautstellen und Hautlappen. Bei Affen am Scrotum, den Backen und den Gesäßschwielen. Farbenpracht männlicher Schmetterlinge, andrer Insekten, Spinnen.

β) durch auffallende Formen: Hierher vielleicht die Hörner und Fortsätze vieler Lamellicornier. Bärte, Haarschöpfe, Backenwülste mancher Affen.

γ) durch bewegliche Anhänge, die nicht selten auch intensiv gefärbt sind: Kopflappen, aufrichtbare Federn vieler Vögel. Flatterfedern der Paradiesvögel und Caprimulgiden. Verlängerte und besonders bewegliche Schwanzfedern (Pfau). Schwellapparate (Truthahn, Mütze der Blasenrobbe [*Cystophora cristata*], Gaumensegelanhang des Kamels). Flossenfäden mancher Teleostier. Rückenkamm der Wassermolche. Kehllappen der Agamiden, welcher durch Aufblasen vorgeschnellt werden kann.

δ) durch auffallende Bewegungen oder Gestaltveränderungen des Männchens. Balzspiele und Flüge der Vögel, welche vielfach den Charakter von Kämpfen annehmen. Brunstkämpfe vieler männlicher Säuger, Vögel und Fische. Liebestänze der Spinnen. *Otis tarda* bläst beim Balzen den Mundhöhlensack auf und treibt den Hals halbkugelförmig vor.

Digitized by Google

b) Sie wirken auf das Gehör der Weibchen.

Gesang der Vögel. Stimmapparate mancher Säuger (Affen, Hirsche), Frösche, Cicaden, Ruderwanzen (*Corisa*), Ameisen, Heuschrecken, Spinnen usw. Schrillapparat der Krabbengattung *Matuta*.

c) Sie wirken auf den Geruchssinn der Weibchen.

Ziegenbock, Gemse, Moschustier, Biber. Duftschuppen der männlichen Rhopaloceren (umgekehrt wirken die Dufthaare vieler Nachtfalter ♀ am Abdomen oder den Beinen auf die ♂).

d) Sie wirken auf den Geschmackssinn der Weibchen.

Dieser Vorgang ist höchst selten. Ich kenne nur den einen von J. L. Hancock (Amer. Naturalist. 39, 1905, S. 6) berichteten Fall, daß bei der nordamerikanischen Gryllodee *Oecanthus fasciatus* Fitsch. das ♂ auf dem Rücken der Hinterbrust eine Drüse besitzt, deren Secret vom ♀ vor der Copulation begierig aufgeleckt wird, wobei es auf den Rücken des ♂ steigt.

e) Sie wirken auf das Hautgefühl der Weibchen.

Hierher gehören viele Apparate, welche mit Ib zusammenfallen, aber gleichzeitig das ♀ durch einen Hautreiz erregen. Die Daumenschwiele der ♂ Anuren wird in die Achselhöhle der ♀ gedrückt und ruft reflektorisch den Übertritt der Eier in die Tuben hervor. Der mit Stacheln besetzte Stirnanhang der ♂ *Chimaera* wird nach Dean in die Haut der ♀ gepreßt nahe oder an der Dorsalflosse.

III. Gruppe: Reciproke Organe, welche bei dem einen Geschlecht funktionieren, aber von dem andern in verkümmerter Form durch Vererbung übernommen sind.

a) Übertragung weiblicher Organe auf ♂.

Milchdrüsen der männlichen Säuger. Marsupium beim männlichen *Thylacinus*. Flügellose weibliche Schmetterlinge haben oft verkümmerte Saugrüssel, welche zuweilen auf die Männchen übergehen, aber ohne eine Reduktion der Flügel. Bei *Boreus hiemalis* ist die Rückbildung der Flügel von den Weibchen zum Teil auf die Männchen übergegangen. Unter den mimetischen Schmetterlingen, bei denen fast immer die ♀ das immune Vorbild zuerst kopieren, finden sich manche

Digitized by Google

Beispiele, bei denen die schützende Färbung mehr oder weniger auf die ♂ übergegangen ist. Von Hühnern sei erwähnt, daß gesperbertes Gefieder meist nur bei Hennen vorkommt, bei den Plymouth Rocks hingegen in beiden Geschlechtern. Nach den Angaben von Bechstein (1793) und Blumenbach (1813) fand sich die Cerebralhernie der polnischen Hühner nur bei ♀, während sie jetzt auch den ♂ zukommt.

b) Übertragung männlicher Organe auf ♀ ist eine häufigere Erscheinung, weil das Männchen meist in der Differenzierung voraneilt und daher mehr Gelegenheit hat, Organe auf das andre Geschlecht zu übertragen: Sporne bei den ♀ der Fasanen *Crossoptilon auritum* und *Phasianus wallichii* und bei den Hennen einiger Hühnerrassen. Ferner zeigen Kampfhennen das streitsüchtige Temperament der Hähne, und bei Spaniern ist die Vergrößerung des Kammes zum Teil auch auf die Hennen übergegangen. Nasenhörner bei *Chamaeleon bitaeniatus* Fisch. ♀. Hörner bei vielen weiblichen Antilopen und Ziegen. Kleine Stirnhöcker bei den ♀ der Lamellicornier, deren ♂ Geweihe tragen. Manche Orthopteren ♀ besitzen einen Stimmapparat wie die ♂, nur in geringerer Ausbildung und Größe. Nach Deegener (1902, S. 280) ist bei *Hepialus hectus* ♂ der Tarsus der Hinterbeine stark verkümmert, weil die Tibia durch zahlreiche Duftschuppen so umgewandelt ist, daß sie nur zum Anlocken des andern Geschlechts dient. Dies scheint eine funktionelle Verkümmerung der Hinterbeine der ♀ bewirkt zu haben, denn sie sind schwächer entwickelt als die Vorderbeine und werden nur selten zum Gehen benutzt, sondern meist dem ersten Abdominalsegment angepreßt. Manche *Lycaena* ♀ haben einen schwachen Anflug von dem Blau der ♂ erhalten. Bei *Lycaena meleager* scheint sich diese Übertragung gegenwärtig zu vollziehen, denn nach Weismann (1902, I, S. 255) finden sich hier zwei Sorten von Weibchen: braune, welche häufiger sind und den ursprünglichen Zustand darstellen, und seltenere blaue. — Geht der betreffende Charakter vollständig auf das andre Geschlecht über, so hört er damit auf ein sekundäres Geschlechtsmerkmal zu sein: Geweih des Renntiers, von dem jedoch im Gouvernement Kasan nach Eversmann noch geweihlose ♀ vorkommen; manche Lycaenen, deren ♀ nahezu so blau sind wie die ♂.

Digitized by Google

IV. Gruppe: Indifferente Merkmale ohne nachweisbaren Nutzen.

a) Rudimentäre Organe, welche sich bei einem Geschlecht rückgebildet haben, während sie bei dem andern noch funktionieren: verkümmerte Flügel vieler weiblicher Insekten, rudimentärer Darm der Rotatorien ♂.

b) Negative Charaktere, wenn ein Organ dem einen Geschlecht zukommt, dem andern aber vollständig fehlt. Dieser Mangel kann ein primärer sein, d. h. den phyletisch älteren Zustand andeuten (Geweihlosigkeit der weiblichen Hirsche oder ein sekundärer, durch fortschreitende Rudimentation erworbener (Verlust der Flügel bei den ♀ vieler Insekten).

c) Atavistische Merkmale: stärkere Behaarung auf der Brust und zwischen den Glutäen beim Manne.

d) Korrelative Charaktere, welche nachweislich durch irgend ein Organ hervorgerufen werden. Bei den *Anodonta* ♀ die stärkere Wölbung der Schalen in Anpassung an die Bruträume zwischen den Kiemen.

e) Eine Anzahl von sekundären Sexualcharakteren entzieht sich jeder näheren Beurteilung: kleine Unterschiede zwischen den Geschlechtern in der Größe und Färbung; etwas andre Form der Flügel bei Kolibris, *Aeschna cyanea*, vielen Schmetterlingen; geringe Differenzen in der Zahl der Tarsalglieder mancher Käfer (*Amphicyllis*), der Fühlerglieder der Ameisen. Die verlängerten Haare (Bart) längs der Wirbelsäule bei den Gemsböcken.

Die vorstehende Klassifizierung der äußeren sekundären Geschlechtsorgane erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Es würde sicherlich möglich sein, noch diese oder jene Kategorie einzuschalten. Auch ist es klar, daß man der Einteilung ganz andre Prinzipien zugrunde legen könnte, z. B. ob die Charaktere im geschlechtsreifen Alter persistieren oder ob sie nur jedesmal zur Brunstzeit auftreten oder ob sie gar schon in der Jugend sichtbar sind. Oder man geht bei der Einteilung rein morphologisch vor, wie z. B. Aurivillius (1880, S. 4) die sekundären Sexualcharaktere der Tagfalter gliedert in: 1. Farbenverschiedenheiten, 2. Formenverschiedenheiten, 3. Neugebilde nur eines Geschlechtes. Die vorstehende Über-

Digitized by Google

sicht verfolgt nur den Zweck, rasch erkennen zu lassen, welch ein ungeheures morphologisches Gebiet unter jener Bezeichnung zusammengefaßt wird. Die Beispiele lassen sich natürlich vielfach auch in andre Kategorien einordnen, wenn man sie anders auffaßt. Leuchtende Farben brauchen nicht immer erregend zu wirken — dies tun sie vielleicht nur, wenn das Tier entsprechende Bewegungen dazu ausführt —, sondern können einfach als Erkennungszeichen dienen. Nach Jäger schützen sie sogar die Art, indem sie die Blicke der Raubtiere von den Weibchen abziehen und auf die Männchen lenken. Die Schutzfärbung (I, e, α) kann vielfach auch als atavistisches Merkmal (IV, c) gedeutet werden, und der Rückenkamm der Molche (I, a, β) dient vielleicht nicht minder zur Erregung der Weibchen als zur Erhöhung der Beweglichkeit des Männchens. Endlich werden viele Charaktere, deren Bedeutung zurzeit nicht bekannt ist, bei genauerem Studium der Lebensweise sich als nützliche erweisen und werden dann unter I, g fallen.

Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl.

Was nun die Erklärung der in Rede stehenden Bildungen anbetrifft, so ist es klar, daß sich die erste Gruppe — Charaktere, welche für den Besitzer, bzw. dessen Nachkommen nützlich sind, aber in keiner direkten Beziehung zur geschlechtlichen Erregung stehen — ungezwungen aus dem Wirken der natürlichen Zuchtwahl ergibt, sofern derartige Bildungen nicht besser als die Folgen eines gesteigerten oder verringerten Gebrauchs angesehen werden. Die dritte Gruppe (reciproke Organe) erklärt sich durch gekreuzte Vererbung. Für die vierte Gruppe der indifferenten Merkmale dürfte es schwer sein, eine andre Erklärung zu finden als die, daß sie korrelativ durch die Geschlechtsorgane hervorgerufen sind. Damit ist freilich um so weniger gesagt, als derartige Korrelationsbeziehungen fast ausnahmslos für alle sekundären Geschlechtsmerkmale bestehen. Die zweite Gruppe (Erregungsorgane der Männchen) und die Unterabteilung I, e (Schutz- und Angriffsorgane der Männchen) sind nach Darwin durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden, indem in dem Wettbewerb der Männchen um die Weibchen diejenigen mit den besten Erregungsorganen bzw. Waffen siegten. Die Theorie erklärt also nur einen kleinen Bruchteil der sekundären Geschlechtscharaktere, und zwar nur solche der Männchen. Die geschlechtliche Zuchtwahl »hängt von dem Vorteil ab, welchen

Digitized by Google

gewisse Individuen desselben Geschlechts und derselben Species erlangen in ausschließlicher Beziehung auf die Reproduktion«.

I. Die Entstehung der männlichen Kampforgane.

Der erste Teil dieser Theorie, die Entstehung der Schutzorgane und Waffen der Männchen durch geschlechtliche Zuchtwahl, ist fast allgemein acceptirt worden. Ich wüßte nur Wigand als Gegner derselben zu nennen, dessen Argumentation aber so hinfällig ist, daß sie keiner Erwiderung bedarf. Kämpfe der Männchen untereinander sind außerordentlich weit verbreitet von den Insekten und Spinnen an aufwärts und stellen eine Form des vielgestaltigen Intraspezialkampfes dar. Aus diesem Grunde rechnet Metcalf (1904, S. 47) sie nicht mehr zur »geschlechtlichen Zuchtwahl«, sondern beschränkt diesen Begriff auf das Wählen der Weibchen, was mir nicht ratsam zu sein scheint, weil sich seit Darwin jener Begriff in seiner weiten Fassung eingebürgert hat. Diese Kämpfe müssen um so heftiger sein, je mehr Weibchen sich an ein einzelnes Männchen anschließen, und je ungünstiger hierdurch das Zahlenverhältnis der Weibchen für die schwächeren Männchen wird, also vornehmlich bei polygamen Tieren, bei denen deshalb auch die Ausbildung der Waffen den höchsten Grad erreicht (Hühner, Hirsche, Antilopen). Aber auch bei vielen nicht polygamen Tieren, z. B. bei Eidechsen, bekämpfen sich die Männchen zur Brunstzeit auf das heftigste (s. Fr. Knauer, Kriechtiere und Lurche, in Martins Naturgeschichte, Leipzig, 1882, S. 192). Die Kämpfe enden natürlich sehr häufig nicht mit dem Tode der schwächeren Männchen, sondern nur mit der Verdrängung derselben. Zweifelhaft kann nur folgendes sein. Erstens läßt sich schwer nachweisen, wie weit die natürliche Zuchtwahl die Wirkungen der geschlechtlichen unterstützt hat. Derartige Waffen können vielfach auch durch den Interspezialkampf gezüchtet worden sein, zumal bei solchen polygamen Tieren, bei denen das Männchen die Weibchen gegen äußere Angriffe verteidigt. Darwin hat selbst auf das Ineinandergreifen beider Selectionsformen wiederholt hingewiesen. So sagt er z. B. mit Bezug auf die männlichen Greiforgane (1883, S. 202): »es ist aber in den meisten derartigen Fällen unmöglich, zwischen den Wirkungen der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl zu unterscheiden.«

Zweitens ist es häufig zweifelhaft, ob gewisse Bildungen als Waffen gedeutet werden können, oder ob sie nicht vielmehr ganz anders aufzufassen sind. Hierher gehören z. B. die Hörner und bizarren Aufsätze, welche vielfach am Kopf und Prothorax der

Digitized by Google

Lamellicornier beobachtet werden und nicht selten zusammen mit enorm verlängerten Vorderbeinen auftreten. Hirschkäfer (*Lucanus cervus*) ♂ sind häufig im Kampfe beobachtet worden, und ihre Geweihe können deshalb als Waffen angesehen werden. Nach Reichenau (1881) fehlen aber solche Kämpfe bei Herkules- und Nashornkäfern und vielen andern, und da die Geschlechter sich nur mit den Geruchsorganen aufsuchen, so ist es auch kaum möglich, sie als Erregungsorgane, die auf die Augen der Weibchen wirken, anzusehen. Dazu kommt, daß bei Mistkäfern die Zacken und Aufsätze in der Natur meist so mit Schmutz bedeckt sind, daß sie schon aus diesem Grunde keinen Eindruck auf die Weibchen machen können. Da in allen derartigen Fällen die Weibchen dieselben Aufsätze nur in sehr viel kleinerer Form besitzen, welche zum Graben von Dung und zu andern Zwecken, die meist in Beziehung zur Eiablage stehen, dienen, so hat Reichenau die Theorie aufgestellt, diese Bildungen seien zuerst bei den Weibchen in Anpassung an die Brutpflege bzw. Lebensweise entstanden, seien dann auf die Männchen übertragen worden, hätten aber hier einen hypertrophischen Charakter angenommen, weil die Kraft, welche bei den Weibchen zur Bildung der Eier und zur Fürsorge für ihre Unterbringung gebraucht wird, bei den Männchen disponibel ist und daher zum Ausbau dieser Auswüchse verwandt wird. Er schreibt:

»Wir ersehen daher aus dem Vorgeführten ganz klar, daß ein Teil der für sexuelle Charaktere gehaltenen Gebilde (kammartige Fühler und Saugplatten) sich durch Steigerung der Funktion auf seiten des Männchens, ein andrer Teil (kahlere und kleinere Fühler des Weibchens) durch Verminderung der Funktion auf seiten des Weibchens, ein dritter (Hörner, lange Vorderbeine) durch Hypertrophie, erzeugt durch den nicht zur Auslösung durch Arbeit gelangenden vererbten funktionellen Reiz homologer weiblicher (mütterlicher) Organe erklären lassen« (1881, S. 192). Wenn daher, wie bei *Ateuchus*-Arten, die Männchen auch mit arbeiten, so ist für sie keine Lebenskraft überschüssig, und sie besitzen daher dieselben Grabbeine wie die Weibchen. — Gegen diesen Erklärungsversuch spricht namentlich der Umstand, daß nach aller Erfahrung reciproke Geschlechtscharaktere immer zur Rückbildung, aber nicht zu exzessivem Wachstum neigen, wie die Milchdrüsen der männlichen Säuger, die Geweihe weiblicher Antilopen, Ziegen und Schafe, die Stoßzähne des weiblichen Elefanten und viele andre Beispiele dartun; es ist daher wohl natürlicher, auch für die Lamellicornier ein Vorangehen des männlichen Geschlechts in der Differenzierung anzunehmen, was

Digitized by Google

ja nicht ausschließt, daß das Weibchen die vom Männchen übernommenen Bildungen benutzt. Da ferner das Männchen seinen Kraftüberschuß in erster Linie zu einer erhöhten Beweglichkeit benutzt und dieses Gesetz auch für die Lamellicornier gilt, so ist eigentlich kein Grund zur Hypertrophie gegeben für den Fall, daß die Männchen ihre Geweihe von den Weibchen erhalten haben. Die Reichenausche Theorie befriedigt meines Erachtens nicht, ebensowenig wie die Darwinsche. Wir stehen den Geweihen und Auswüchsen der Lamellicornier zurzeit noch ohne Verständnis gegenüber, denn auch ihre Bedeutung als Waffen ist recht fraglich, da der dicke Chitinpanzer eine eigentliche Verletzung ausschließt und ein einfaches Beiseiteschieben des Gegners schon bei etwas bedeutenderer Größe und Kraft möglich ist. Unbefriedigend erscheint mir auch die Ansicht von G. Brunelli (1904, S. 7), wonach die Käfer und überhaupt die primitiven Hexapoden durch Anpassung an grabende Lebensweise entstanden sind und die Auswüchse des Kopfes speziell hierzu dienen, denn erstens pflegen die Aptergyoten nicht zu graben, zweitens sind jene Bildungen der männlichen Lamellicornier vielfach hierfür ganz ungeeignet und drittens bliebe dann immer noch die Verschiedenartigkeit bei den Geschlechtern zu erklären. — Bei dieser Sachlage scheint mir ein Gedanke von Günther (1905) beachtenswert, daß bei den Kämpfen der Männchen nicht allein die direkte Kraft entscheidet, sondern je größer und imponierender ein Tier aussieht, desto mehr schlägt es durch einen bloßen Anblick den Gegner in die Flucht. Es findet so statt eine »Auslese des stärker Scheinenden«, und die Geweihe der Lamellicornier, die Bärte der Affen und ähnliche Bildungen können in diesem Sinne gedeutet werden.

II. Die Entstehung der Erregungsorgane.

Der zweite Teil der Darwinschen Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, die Entstehung der Erregungsorgane, hat zu sehr vielen Kontroversen Veranlassung gegeben. Für die Theorie spricht, daß sehr viele Männchen in der sexuellen Erregung ihre Anhangsorgane und Ornamente vor den Weibchen hin und her bewegen oder sonst irgendwie zur Schau stellen, so daß man annehmen darf, daß hierdurch die Weibchen so sehr erregt werden, daß sie die Männchen zulassen. Die Beobachtung lehrt ferner, daß die Weibchen sehr häufig dem andern Geschlecht einen passiven Widerstand entgegenbringen, ja in vielen Fällen sich sogar gegen die Copulation

Digitized by Google

sträuben, so daß man die Notwendigkeit solcher Erregungsorgane versteht. Sie dienen dazu, um die instinktive Sprödigkeit der Weibchen zu überwinden, deren Nutzen, wie Groos (1907, S. 264) richtig bemerkt, darin besteht, daß sie eine allzu häufige »sexuelle Entladung«, eine Verschwendung der Keimzellen auf zu frühen Altersstadien verhindert. Erscheinen demnach die Grundlagen der Theorie durch die Beobachtung gesichert, so bietet anderseits die Annahme, daß die Weibchen die Männchen untereinander vergleichen und dann allein diejenigen zulassen, welche die anziehendsten Farben, den schönsten Gesang oder die angenehmsten Gerüche besitzen, manche Schwierigkeiten, aber es fragt sich, ob es möglich ist, diese Erklärung durch eine bessere zu ersetzen. Solange sie nicht widerlegt und keine bessere vorhanden ist, um ihren Platz einzunehmen, behält man sie bei, freilich mit dem Zugeständnis, daß es geschieht »faute de mieux«. Ich will zuerst die gegen Darwin vorgebrachten Bedenken und dann die Erklärungsversuche andrer Forscher besprechen.

A. Bedenken gegen die Entstehung der Erregungsorgane durch geschlechtliche Zuchtwahl.

1. Günther (1905) erhebt zunächst einen prinzipiellen Einwand: die geschlechtliche Zuchtwahl sei teleologisch und daher irrig. Sie setze voraus, daß die Weibchen nach einem bestimmten Ziel streben, nämlich nach Verbesserung der Männchen in einer bestimmten Richtung. »Also von Anfang an ist der Geschmack der Weibchen nach einem Ziel gerichtet, so daß der Weg zum Ziel, sobald er sich bietet, eingeschlagen und beibehalten wird, wodurch dem Ziel stetig und ohne Abirren näher gerückt und dasselbe schließlich erreicht werden muß . . . Die Grillen müssen von Anfang an, also bevor es geeignete Männchen gab, eine Eigenschaft besessen haben, die nach einem bestimmten Ziel strebte, nämlich nach möglichst lautem Stridulieren der Männchen (S. 325).« Dieser Einwand erscheint mir unberechtigt. Die Grillen strebten nicht nach musizierenden Männchen, sondern die von ihnen wahrgenommenen Reize erregten, wie bei allen Organismen, entweder Gefühle der Lust, oder solche der Unlust, oder sie verhielten sich indifferent. Der Grund für dieses wechselnde Verhalten gegen die Reize ist in der Konstitution der Ganglienzellen oder der nervösen Endapparate zu suchen, entzieht sich aber einer näheren Beurteilung. Trat zufällig bei einigen Männchen eine Variation auf, welche den Weibchen gefiel,

Digitized by Google

so wurden diese bevorzugt, und in derselben Weise konnte auch eine Steigerung eintreten in der einmal eingeschlagenen Variationsrichtung, indem das Lustgefühl um so intensiver wurde, je stärkere Reize von dem betreffenden Organ ausgingen. Wie wir eben sahen, gibt Günther selbst zu, daß sich Tiere durch auffallende Anhänge, Sträuben der Haare u. dgl. imponieren lassen, und daß dadurch eine »Auslese des stärker Scheinenden« zustande kam. Dann muß aber auch eine »Auslese des angenehmer Wirkenden« möglich sein.

2. Es liegen nur sehr wenige Beobachtungen vor, welche zu beweisen scheinen, daß weibliche Tiere eine Wahl zwischen verschiedenen Männchen ausüben. Sie werden ohne Zweifel vielen Fällen durch die Bewegungen des Männchens aufgeregt und haben wohl auch Gefallen an den Farben oder der Stimme desselben, aber sie vergleichen nicht die einzelnen Männchen, sondern ergeben sich dem stärksten oder demjenigen, welches sie am hartnäckigsten verfolgt. Selbst von der Klasse der Vögel, welche die Hauptstütze für Darwin war, muß er zugeben (1883, S. 395): »Was Vögel im Naturzustande betrifft, so ist die erste sich jedermann aufdrängende und am meisten in die Augen springende Vermutung die, daß das Weibchen zur gehörigen Zeit das erste Männchen, dem es zufällig begegnet, annimmt.« Das Material an Beobachtungen, welches er S. 394—401 unter der Überschrift: »Die Weibchen ziehen besondere Männchen vor« von dieser Klasse beibringt, ist äußerst dürftig. Es betrifft einige Fälle von Bastardierungen, welche doch als Abnormitäten nicht in Betracht kommen können. Ferner Beobachtungen von Audubon über *Agelaeus phoeniceus*, Ziegenmelkerspecies, *Cathartes aura*, *Anser canadensis*, wobei der Zusatz gemacht wird, daß sich bei demselben Forscher noch viele ähnliche Angaben finden. Ferner die Tatsache, daß Albinos — also wieder eine Abnormität — im Naturzustande sich nicht paaren, wahrscheinlich weil sie verschmäht werden[1]). Es folgen einige Beobachtungen, nach denen zweifellos Vögel in der Gefangenschaft ihre Launen haben, namentlich wenn verschiedene Varietäten zur Paarung gebracht werden sollen. Aber wie belanglos dies für die Frage ist, ob Schönheit für ein Männchen ausschlaggebend ist, geht daraus hervor, daß mehrere erfahrene Züchter Darwin versichert haben (S. 396), sie glaubten nicht, daß die Weibchen gewisse Männchen wegen der Schönheit des Gefieders bevorzugten. Angesichts dieser dürftigen

[1]) Der Grund könnte auch sein, daß nach den Mendelschen Vererbungsgesetzen der Albinismus recessiv ist und daher in der nächsten Generation völlig verschwindet.

Digitized by Google

Beobachtungen muß man K. E. von Baer (1874, S. 347) recht geben, wenn er behauptet, das Wählen der Weibchen sei nicht bewiesen, und Kramer (1877, S. 74) beipflichten, wenn er sagt, diese Beispiele könnten nur dem genügen, der aus andern Gründen von der Existenz der geschlechtlichen Zuchtwahl überzeugt sei. Jägers (1869, S. 59) Notiz, daß ein Silberfasanhahn durch einen Nebenbuhler verdrängt wurde, als er seinen Federschmuck eingebüßt hatte, ist leider zu kurz, um etwas beweisen zu können. Vielleicht siegte der Nebenbuhler nur durch seine Stärke, und der Rückgang an Schönheit war nebensächlich. In seinem Werk über »Habit and Instinct« der Tiere (1896, S. 221) erwähnt Lloyd Morgan, daß W. Brewster einem *Piranga rubra* ♀ nacheinander 4 oder 5 ♂ wegschoß, die sich bei Vergleichung als immer weniger schön erwiesen. Vielleicht hatte das Weibchen sich aber dennoch nicht von instinktiven Schönheitsgefühlen leiten lassen, sondern das schönste Männchen war zugleich das älteste und stärkste und sicherte sich hierdurch sein Vorrecht. Hutton (1899, S. 98) führt folgende Beobachtung des neuseeländischen Regierungs-Konservators Henry an, die im Freien gemacht wurde: ein ♂ von *Ocydromus brachypterus*, welches schwach und in schlechtem Gefieder war, wurde von einem ♀ beständig abgewiesen und fortgejagt; Henry nahm sich des verunglückten Liebhabers an und gab ihm Nahrung, und als der Vogel dann ein neues schönes Federkleid erhalten hatte, paarte er sich mit eben jenem ♀. Nötig sind zahlreiche derartige Beobachtungen an frei lebenden Vögeln; nur diese sind beweisend, denn in der Gefangenschaft nehmen die Tiere mit allem möglichen vorlieb und entwickeln oft die sonderbarsten Neigungen. So paarten sich im Sommer 1900 im Berliner zoologischen Garten ein *Ibis melanocephala* ♂ und eine *Platalea minor* ♀ und erzeugten ein Bastard ♂, das in der Schnabelform zwischen den Eltern steht und im Sommer (1902) die Ehe mit *Platalea* (*Ajaja*) *ajaja* einging, woraus zwei neue Bastarde resultierten.

Über Insekten liegen relativ viele Beobachtungen vor, aber sie sprechen ebenfalls nicht zugunsten einer »Damenwahl«. Reichenau (1881, S. 179ff.) erwähnt einige Fälle, wo die Weibchen verschiedener Insekten sich begatten lassen, ohne irgendwelche Wahl auszuüben. Von *Pteromalus puparum*, dessen Männchen sich durch prächtiges Goldgrün und Purpur von den Weibchen unterscheiden, sagt er: »oft bewerben sich drei und mehr Männchen um ein Weibchen und gelangen nacheinander zum Ziel«. *Liparis dispar* und *Aglia tau* lassen sich von mehreren Männchen nacheinander begatten, ohne irgend einen zurückzuweisen. Das gleiche läßt sich an Psychiden-

Digitized by Google

Weibchen beobachten, die im Raupensack stecken. Die bei Spinnern nicht seltenen Bastarde (z. B. *Aetherea pernyi* ♀ × *Attacus cynthia* ♂) scheinen ebenfalls darauf hinzuweisen, daß es nur auf die Ausdünstung, aber nicht auf eine bestimmte Färbung ankommt. Poulton (1890, S. 291) hat beobachtet, daß sich um ein Eulenweibchen, z. B. der Graseule, *Charaeas graminis*, eine Anzahl Männchen ansammeln und dasselbe umflattern. Das Weibchen sitzt »apparently motionless« da, und ohne daß es irgend ein Zeichen gegeben hätte, paart sich ein Männchen mit ihm, worauf die sämtlichen Männchen verschwinden. Er scheint also nicht, wie Reichenau, einen wiederholten Coitus desselben Weibchens mit verschiedenen Männchen beobachtet zu haben. Obwohl nun seine Angaben gerade gegen Darwin sprechen, läßt sich Poulton doch zu dem folgenden Schlusse verleiten: »Wenn man dieses wunderbare und komplizierte Liebeswerben beobachtet, wird man zu dem Schlusse gedrängt, daß das Weibchen seine Absicht in einer uns unbekannten Weise andeutet, und daß es bei den Männchen Ehrensache ist auf ihre Entscheidung zu warten. . . . Die Tatsache ist den Entomologen wohl bekannt und unterstützt allem Anschein nach Darwins Theorie.« Kann man den Tatsachen mehr Gewalt antun, als indem man behauptet, daß ein vollständig ruhig dasitzendes Weibchen eine Entscheidung getroffen habe! Woran soll denn das betreffende Männchen merken, daß es der auserwählte Liebling ist?

Ferner verdanken wir Schilde (1884, S. 6, 141, 143) Beobachtungen darüber, daß ganz abgeflogene Tagfalter, die also sicher nicht mehr vor einem ästhetisch-kritischen Auge bestehen würden, in Copula angetroffen werden. *Vanessa antiopa* begattet sich sogar im abgeschabten Kleide nach der Überwinterung. Desgleichen behauptet Seitz (1883, S. 830) auf Grund seiner auf Ceylon angestellten Beobachtungen, daß die *Diadema bolina*, deren herrliche blaue Spiegel Darwin (in Nature 1880, 21, S. 237) auf geschlechtliche Zuchtwahl zurückführt, häufig »außerordentlich defekt« sind und schon lange umhergeflogen haben, ehe sie sich um die Weibchen bemühen. Dabei sollen nach Darwin diese blauen Ringe, welche die vier weißen Flecke umgeben, nur sichtbar sein bei Betrachtung von vorn, und an Exemplaren der Berliner Sammlung habe ich mich davon überzeugen können, daß der Unterschied in der Tat sehr auffallend ist, je nachdem man von vorn oder hinten das Männchen betrachtet. Im letzteren Falle verschwindet das Blau fast vollständig. Wenn also das Weibchen das Männchen beim Hochzeitsfluge von oben umgaukelt und es bald von vorn, bald von hinten betrachtet, so wird

Digitized by Google

ihm dieser Gegensatz sicherlich bemerkbar werden. Seitz hingegen nimmt an, daß diese Farben kurz vor der Begattung wirken, wenn das Männchen sich hinter das Weibchen setzt, was nicht gut möglich ist, da die Weibchen doch nicht rückwärts sehen, wobei ihnen ja die eignen halb aufgerichteten Flügel die Aussicht versperren würden. Diese blauen Spiegel erregen also, wenn überhaupt, nur im Fluge das Weibchen. Seitz behauptet ferner, daß nach Skertchly (1889) *Ornithoptera brookeana* ♀ das Männchen wählt. Aber dieser Autor hat nur ein einziges Paar dieses Schmetterlings beobachtet, und ob ein Weibchen wählt oder nicht, läßt sich doch nur feststellen, wenn mindestens zwei Männchen sich um dasselbe Weibchen bemühen. Außerdem spricht sich Skertchly (S. 217) selbst gegen eine solche Deutung aus, denn er sagt: »Es sah sicherlich für mich so aus, als ob das Weibchen, weil es geschlechtsreif war, das erste Männchen annahm, welches ihm begegnete.« Eher könnte man schon daraus, daß manche Schmetterlingsweibchen die Männchen verfolgen, schließen, daß sie später auch die ihnen am meisten zusagenden Tiere auswählen, aber eine solche Zuchtwahl würde mit der Darwinschen Auffassung sich nicht decken. Alles in allem liegen auch für die Schmetterlinge keine Beobachtungen vor, die nur mit einiger Wahrscheinlichkeit für eine Wahl der Weibchen sprechen. Man kann gewiß bei den Tagfaltern »Werbende« und »Wählende« unterscheiden, so wie Skertchly und Seitz dies tun, d. h. solche Geschlechter, welche zuerst in geschlechtliche Erregung geraten und dies dann durch die Art ihres Fluges dokumentieren, und solche, welche nachfolgen, sekundär sich erregen lassen und so das Zustandekommen eines Coitus ermöglichen. Die Werbenden sind meist die Männchen, zuweilen aber auch die Weibchen. Es wäre aber verfehlt, hieraus zu schließen, daß es sich hier bei dem »Wählen« um eine Wahl im Sinne Darwins, d. h. um eine Begünstigung eines Tieres und Zurückweisung andrer handle. Der Ausdruck »Wählende« (Chooser) ist nicht treffend, weil er zu Mißverständnissen führen kann. — Eigentümlich ist das Verhalten von *Hepialus hectus*, deren ♂ die ♀ durch den Duft ihrer Duftschuppen an den Tibien der Hinterbeine anlocken. Nach Deegener (1902) fliegen die Männchen pendelförmig auf einer kleinen Stelle hin und her, während die Weibchen größere Strecken absuchen und sich also in dieser Hinsicht so verhalten wie die Männchen der meisten Nachtschmetterlinge. Die Intensität des Duftes scheint für das Weibchen maßgebend zu sein, so daß der Duftapparat durch sexuelle Zuchtwahl entstanden sein könnte, denn Deegener beobachtete, daß zwei zusammen in der Luft tanzende

Digitized by Google

Männchen wegen ihres stärkeren Geruches eine größere Anziehungskraft auf ein Weibchen ausübten, als ein einzelnes Männchen. Andre Hepialidenspecies verhalten sich übrigens anders, indem nämlich nach Seitz die Männchen die aufsuchenden sind und in dichten Scharen auf das Weibchen zustürmen, »so daß ein regelmäßiger Kampf entsteht und sie sich in der Ausführung des Aktes hindern«.

Offenbar werden wir in dieser ganzen Frage erst dadurch weiter kommen, daß planmäßige Experimente ausgeführt werden, um festzustellen, ob unansehnliche oder ihrer Schmuckfarben beraubte Männchen unter sonst gleichen Bedingungen schwerer zum Coitus gelangen als schöne Exemplare. Diesen Weg haben Mayer und Soule (1906, S. 427 ff.) beschritten, indem sie von dem Schmetterling *Callosamia promethea* 600 ♂ beobachteten, von denen ungefähr die Hälfte mit roter oder grüner Tinte künstlich gefärbt waren. Diese gefärbten Tiere gelangten ebenso erfolgreich zur Copulation wie die normalen, woraus die Verfasser schließen, daß die normale schwärzliche Färbung nicht durch sexuelle Selection erzeugt sein kann, oder daß wenigstens jetzt die Weibchen keine besondere Vorliebe für diese Farbe zeigen. Hier, wie bei andern Schmetterlingen scheint das Männchen nur durch den Geruch des Weibchens angelockt zu werden und die Färbung des ersteren ganz gleichgültig zu sein. Dagegen konnten die Beobachter bei einer andern Art (*Porthetria dispar*) feststellen, daß Männchen mit abgeschnittenen Flügeln viel seltener zur Copula gelangten als normale, offenbar, weil sie in ihrer Hilflosigkeit den passiven Widerstand der Weibchen nicht leicht überwanden. Wurden aber die Augen der Weibchen durch einen Asphaltüberzug geblendet, so copulierten die beschnittenen Männchen ebenso leicht wie die normalen. Das Auge der Weibchen spielt also sicherlich eine Rolle bei der Zulassung der Männchen, und dieser Schluß läßt sich im Sinne Darwins verwenden: das Weibchen sieht die sexuelle Erregung des Männchens und wird davon selbst ergriffen; je intensiver das Männchen seine Erregung äußern kann, desto leichter geht sie auf die Weibchen über, und aus diesem Grunde sind die beschnittenen Männchen im Nachteil.

Zusammenfassend möchte ich von den Schmetterlingen sagen: eine Wahl der Weibchen ist bis jetzt nicht erwiesen, sondern sehr häufig wird das erste Männchen zugelassen, selbst wenn es sich in sehr defektem oder künstlich gefärbtem Zustande repräsentiert. Bei vielen Arten scheint der Geruch für die sexuelle Erregung viel wichtiger zu

Digitized by Google

sein als die Farbe. Trotzdem ist die Darwinsche Auffassung auch für diese Klasse nicht völlig erschüttert, weil durch Experimente gezeigt ist, daß das Auge bei der Entstehung der Erregung der Weibchen mitwirkt.

Besonders lebhaft sind neuerdings G. und E. Peckham (1889, 1890) für Darwins Theorie eingetreten, auf Grund ihrer vorzüglichen Beobachtungen über die Liebestänze der Attiden. Bei diesen Spinnen führen die Männchen (Fig. 35, 36) die merkwürdigsten Bewegungen vor den Weibchen aus, sie schaukeln sich von einer Seite zur andern, heben das erste Beinpaar in die Höhe oder breiten es weit aus, strecken das Abdomen rechtwinkelig zum Cephalothorax nach oben oder suchen durch andre absonderliche Stellungen die Aufmerksamkeit des Weibchens zu fesseln, was ihnen auch ersichtlich gelingt. Dabei ist es un-

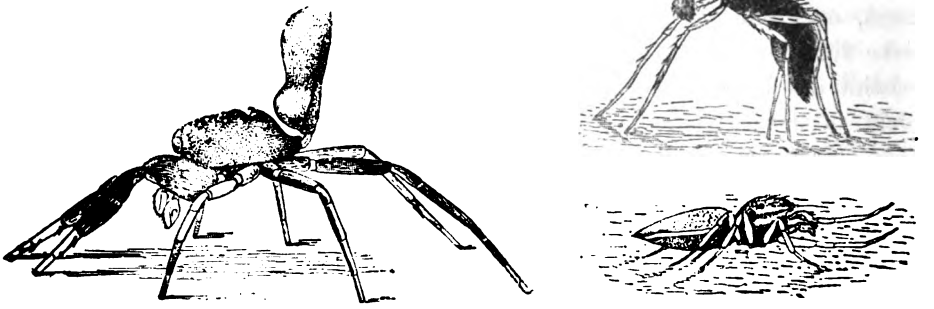


Fig. 35 und 36. Absonderliche Stellung männlicher Spinnen (Attiden) bei Annäherung an die mordsüchtigen Weibchen. Nach Peckham aus Romanes.

verkennbar, daß die Männchen sich stets so vor den Weibchen bewegen und solche Stellungen einnehmen, daß ihre Schmuckfarben möglichst sichtbar sind. Diese Ornamente sind sehr variabel und treten vielfach erst zur Zeit der Geschlechtsreife auf. Die Art und Weise, wie sie zur Schau getragen werden, ist nur verständlich unter der Annahme, daß sie auf das Weibchen wirken sollen. Die Autoren schließen aus ihren Untersuchungen »that the female has been the important factor in determining both the ornamentation and its location, natural Selection controlling the process, and in many cases allowing only a minimum of sexual difference« (1890, S. 146). Diese Beobachtungen sind sicherlich von großer Bedeutung, aber man darf nicht vergessen, daß das Sexualleben der Spinnen fast einzig im Tierreich darin ist, daß die Weibchen die

Digitized by Google

Männchen vielfach grimmig verfolgen. Bei so abnormen Verhältnissen darf man auch ungewöhnliche Werbemittel erwarten. Ferner haben die Autoren nie beobachtet, daß ein Weibchen sich von mehreren tanzenden Männchen eins aussuchte, und dies allein könnte erst eine Wahl beweisen. Sie experimentierten, indem sie ein Männchen zu einem Weibchen setzten, und hatten daher überhaupt nicht Gelegenheit, mehr zu konstatieren als die Mittel, deren sich das Männchen bedient, um das Weibchen in sexuelle Erregung zu versetzen. Es scheint mir daher aus ihren Angaben nur hervorzugehen, daß diese Werbemittel aus eigentümlichen Bewegungen und aus der Schaustellung von Farben bestehen.

Es sei ferner hervorgehoben, daß Douglass (1895, S. 399) die Männchen von *Lacerta muralis* im Hochzeitskleid beobachtet hat, um zu konstatieren, ob die sehr variabelen Schmuckfarben die Weibchen verschieden beeinflußten; er fand, daß sich alle Tiere durcheinander kreuzten, ohne Bevorzugung einer Farbe oder eines Musters. Ebenso fand Dürigen (Deutschlands Amphibien und Reptilien, 1897, S. 89), daß Eidechsen ♂ mit verstümmelten Schwänzen sich »in ihrem Liebeswerben nicht beirren lassen«. Bei Säugetieren scheint die Sache immer so zu liegen, daß, wenn Kämpfe stattfinden, das oder die Weibchen einfach dem stärksten Männchen zufallen und daher auch hier von einem Wählen der Weibchen nicht die Rede sein kann. Vielleicht verhalten sich die Seelöwen anders, denn Barrett-Hamilton, welcher die Biologie der *Otaria ursina* auf das gründlichste untersuchte, berichtet (Natural Science 15, 1899, p. 24), daß sich auf den rookeries immer einige Bullen befänden, welche keinen Harem zu begründen vermögen, obwohl die glücklicheren Männchen zum Teil so viele Kühe haben, daß sie nicht imstande sind sie zu überwachen und manche derselben daher von einem Bullen zu einem andern übergehen. Jene chronischen Junggesellen scheinen daher von den Weibchen nicht als vollwertig angesehen zu werden. Fraglich bleibt aber, ob die Weibchen sich hierbei von ästhetischen Gefühlen leiten lassen, oder ob nicht lediglich die physische Kraft der Männchen entscheidet.

Aus dem vorstehenden ergibt sich als zweifellose Tatsache, daß der Cardinalpunkt der sexuellen Selection, daß weibliche Tiere die Männchen vergleichen und die ihnen am meisten zusagenden allein zur Begattung zulassen, also eine Wahl ausüben, zurzeit nur äußerst dürftig durch Beobachtungen gestützt ist. Es spricht sicherlich die ganz überwiegende Mehrzahl der Beobachtungen gegen eine solche Auffassung. Deshalb braucht sie jedoch nicht falsch zu sein,

Digitized by Google

sondern es ist möglich, daß diesbezügliche Studien in der freien Natur ihre Berechtigung für viele Fälle erweisen werden. Jedenfalls sind wir aber gegenwärtig noch weit davon entfernt, mit Darwin sagen zu können: »Das Ausüben einer gewissen Wahl von seiten des Weibchens scheint ein fast so allgemeines Gesetz wie die Begierde des Männchens zu sein« (1883, S. 213). Dieser Satz enthält eine arge Übertreibung. Gegenwärtig läßt sich nur indirekt schließen: weil die Ornamente eine andre Erklärung nicht zulassen, deshalb müssen sie auf dem züchtenden Einfluß der Weibchen beruhen. Weismann (1902, I, S. 235) drückt diesen Gedanken so aus: »Es scheint mir geboten, den Prozeß der sexuellen Selection als wirklich wirksam anzunehmen, und anstatt ihn in Zweifel zu ziehen, weil man das Wählen der Weibchen nur selten direkt feststellen kann, vielmehr umgekehrt aus den zahlreichen sekundären Sexualcharakteren der Männchen, welche nur Liebeswerbung bedeuten können, zu schließen, daß die Weibchen solcher Arten für derartige Auszeichnungen empfänglich sind und wirklich imstande zu wählen.«

3. Möbius (1906) erhebt den meines Erachtens unberechtigten Einwand, Tiere vermöchten nicht Schönheit wahrzunehmen, »weil sie nicht imstande sind, das Gesetzmäßige in den auf sie einwirkenden Naturerscheinungen zu erkennen«. Der Begriff der Schönheitsempfindung wird also von ihm willkürlich so eingeengt, daß er nur noch auf die geistige Analyse des Ästhetikers paßt. Die überwiegende Mehrzahl der Menschen empfindet die Farbenpracht des Sonnenunterganges, das frische Grün des Frühlings, die einfache Tonfolge eines Volksliedes, den Geruch der Eau de Cologne und den Geschmack von Torte und tausend andre Sinneseindrücke als schön, ohne sich hierbei irgendwelcher Gesetzmäßigkeit bewußt zu werden. Wir bezeichnen alle Sinneseindrücke, welche uns besonders gefallen, eine hochgradige Lustempfindung hervorrufen, als schön. Dieses Schönheitsgefühl ist dem Menschen und vielen Tieren angeboren und ist nicht begründet in dem Nachweis von Gesetzmäßigkeiten. Möbius stellt die Verhältnisse geradezu auf den Kopf, wenn er sie nur mißt mit dem Maßstab des hochgebildeten Kulturmenschen. In denselben Fehler verfällt Schneider (1906, S. 62), wenn er die geschlechtliche Zuchtwahl bekämpft, weil sie bei den Weibchen eine »hohe geistige Veranlagung, direkt eine ästhetische Begabung« voraussetze. Ich stimme in dieser Frage mit Groos (1907, S. 260) überein, welcher betont, daß die Weibchen nicht eine reflektierende bewußte Wahl treffen, daß sie aber trotzdem objektiv dasjenige Männchen zulassen, welches sie am stärksten erregt.

Digitized by Google

4. Wenn auch die Weibchen mancher Tiere, namentlich der Vögel, für die Farbenpracht und die Stimme der Männchen nicht unempfänglich sind, so geht doch dieses ästhetische Gefühl nicht so weit, um kleine Differenzen in den Farbenmustern bzw. im Gesang zu unterscheiden. Eine allmähliche Züchtung komplizierter Färbungen war deshalb durch Auslese geringfügiger Unterschiede nicht möglich. Dieser von Wallace (1889, S. 285) erhobene Einwand hat sicherlich eine gewisse Berechtigung. Darwin scheint geahnt zu haben, daß man ihm denselben machen würde, denn er schreibt (1883, S. 401): »Man darf dabei nicht vermuten, daß das Weibchen jeden Streifen oder jeden farbigen Fleck studiert, daß z. B. die Pfauhenne jedes Detail in dem prachtvollen Behänge des Pfauhahns bewundert: es wird wahrscheinlich nur durch die allgemeine Wirkung frappiert.« Ebenso hebt er in der Supplemental-Note am Schlusse des Descent of Man hervor: »Kein Vertreter der geschlechtlichen Zuchtwahl glaubt, daß die Weibchen besondere Einzelheiten der Schönheit der Männchen auswählen; sie werden nur in einem höheren Grade von dem einen Männchen erregt und angezogen als von dem andern.« Trotzdem aber erklärt er die prachtvollen Augen der Pfauenfedern und die Kugel- und Sockelflecke des Argusfasans durch eine kontinuierliche Auslese kleiner Verbesserungen. Hierin scheint ein Widerspruch zu liegen. Entweder man nimmt an, daß die Ornamente der gleichzeitig lebenden Männchen erheblich variierten — dann kann der Gesamteffekt auf die Weibchen so verschieden sein, daß ihr Geschmack sie veranlaßte, instinktiv ohne Erkenntnis der Details eine Variation zu bevorzugen, oder der Abänderungsspielraum war stets klein —, dann konnte auch die ästhetische Wirkung nicht sich erheblich verändern. Eine eingehendere Überlegung zeigt jedoch, daß dieser Gedankengang für viele Fälle nicht zutrifft. Gerade bei der Färbung und Zeichnung der Tiere zeigt es sich sehr oft, daß schon unbedeutende Variationen einen sehr erheblichen Effekt hervorrufen können; wenigstens auf unser menschliches Auge und daher vermutlich auch auf das der Tiere, welches dem unsrigen so häufig an Schärfe überlegen ist. Eine minimale, nur mit dem Mikroskop nachweisbare Änderung in den Chitinlamellen der Schuppen ruft beim männlichen Schillerfalter (*Apatura iris*) den metallischen Glanz hervor, welcher dem Weibchen fehlt. Dasselbe gilt für alle »optischen Farben«, welche so oft (Pfau, Fasan) in erster Linie den Farbenunterschied der Geschlechter bedingen. Ein kleiner Fleck an der Spitze einer Feder kann sofort sehr auffallend werden, da er

Digitized by Google

gleichzeitig bei zahlreichen Federn derselben Körperregion auftreten wird. Schuppen, Federn, Haare und andre Pigmentträger sind in der Regel multiple Organe, und dadurch können kleine Variationen einen bedeutenden Effekt erzielen. Ebenso sind kleine Nuancen im Grundton einer komplizierten Färbung meist sehr auffällig. Also gerade auf diesem Gebiet bewährt sich sehr oft der Satz, daß kleine Ursachen große Wirkungen haben können. In andern Fällen mag diskontinuierliche, mehr sprungartige Variabilität erhebliche Gegensätze in der Färbung hervorgerufen haben, welche von der sexuellen Zuchtwahl benutzt wurden, denn diskontinuierliche Variationen in der Färbung sind vielfach beobachtet worden. Wallaces Einwand geht von der irrigen Voraussetzung aus, daß es nötig sei, die Unterschiede in den Details zweier Färbungen zu erfassen, um zur Erkenntnis der Unterschiede der Gesamtwirkung zu gelangen, während unser Auge im Gegenteil die Gegensätze der letzteren häufig sofort wahrnimmt, ohne sich der ersteren bewußt zu werden.

5. Wallace (1889, S. 285) äußert ferner das Bedenken, es sei unwahrscheinlich, daß alle Weibchen einer Art denselben Geschmack haben; die einen würden dieses Farbenmuster, die andern jene Nuance vorziehen, denn de gustibus non est disputandum. Claparède (1870) geht so weit, daß er sagt, eine Theorie dürfe sich überhaupt nicht auf etwas so Veränderlichem, wie der Geschmack es ist, stützen. Ähnlich äußern sich Günther (1904, S. 74) und Morgan (1903, S. 216), während Lameere (1904, S. 1332) auf die künstliche Zuchtwahl des Menschen mit ihren sehr verschiedenen Geschmacksprodukten hinweist. Hiergegen wäre zu sagen, daß es nicht richtig ist, die menschliche Variabilität des Schönheitsbegriffs auf die Tiere zu übertragen. Dies geht schon daraus hervor, daß der Geschmack s. str. bei vielen Tieren stets gleich bleibt, und sie nur gezwungen zu einer neuen Nahrung übergehen. Alle Individuen empfinden ziemlich gleich und werden sich daher auch neu auftretenden Variationen gegenüber in der Mehrzahl gleich verhalten. Sollte aber wirklich einmal der Geschmack nach zwei oder mehreren Richtungen auseinander gehen, so würde dies entweder zu einer Spaltung in Unterarten führen, oder durch Kreuzung würde eine Mischform derselben resultieren.

6. Gulick (1890, Nr. 1, S. 331) fragt, »what are the causes of the transformation of the instincts in lines that are persistently divergent«, warum ändert sich das Schönheitsgefühl langsam nach mehreren beständig divergierenden Richtungen, und fügt hinzu (Nr. 2, S. 29), Darwin entscheide nicht, ob zuerst der Geschmack sich

Digitized by Google

geändert habe und dann die Sexualcharaktere oder umgekehrt. Offenbar treten zuerst die morphologischen Variationen auf aus unbekannten Ursachen, und erst über ihre Erhaltung entschied später die Selection.

7. Stolzmann findet es schwer verständlich, daß, wenn nahe Verwandte in den Schmuckfarben mehr oder weniger erheblich differieren, diese Unterschiede auf einer Abänderung des Geschmacks der Weibchen beruhen sollen. Der Kolibri *Schistes personatus* lebt z. B. in Ecuador auf der Westseite der Kordilleren auf einem kleinen Gebiete von vier Breitengraden. Er unterscheidet sich von dem nahe verwandten *Schistes geoffroyi* besonders dadurch, daß das Männchen einen glänzenden Stirnfleck besitzt, welcher also nach Darwin durch das Schönheitsgefühl der Weibchen zum Artmerkmal geworden ist. *Schistes geoffroyi* lebt auf der Ostseite der Kordilleren von Kolumbien bis Centralperu auf einem Gebiet von über 20 Breitengraden, welches durch das Marañontal in zwei vollständig getrennte Bezirke zerfällt. Wenn Isolation allein genügte, um den Geschmack der Weibchen zu ändern, so sollte man demnach zwei Sorten Männchen bei dieser Art erwarten. Dies ist aber nicht der Fall. Warum ist nun der Geschmack der Weibchen über 20 Breitengrade konstant geblieben, während er sich auf der andern Seite der Anden auf einem viel kleineren Terrain änderte? Stolzmann erwähnt noch mehrere solche Fälle. Ich füge noch folgendes Beispiel hinzu. Der chilenische Kolibri *Eustephanus galeritus*, der in beiden Geschlechtern grün ist, ist vom Kontinente nach der Inselgruppe Juan Fernandez verschlagen worden. Auf Masatierra hat er sich zu *Eust. fernandensis*, auf Masafuera zu *Eust. leyboldi* entwickelt. Diese beiden Arten stimmen im weiblichen Geschlecht mit der Kontinentalform ziemlich überein, sind also in der Hauptfarbe grün, während die Männchen rot geworden sind, aber in verschiedener Weise. Der *Eust. galeritus* findet sich auch auf Masatierra, aber in genau der gleichen Färbung wie auf dem Festlande. Man muß also annehmen, daß diese Art zu zwei Malen nach Masatierra verschlagen wurde, einmal vor sehr langer Zeit — diese Invasion verwandelte sich in *Eust. fernandensis*, und ein zweites Mal vor relativ kurzer Zeit —, diese Einwanderung zeigt noch keine Zeichen einer Transmutation. Soll man nun in derartigen Fällen immer einen Wechsel in dem Schönheitsideal des Weibchens annehmen? Dies wäre doch wohl zu anthropomorph gedacht und würde auch nicht verständlich machen, daß auf derselben Insel bei derselben Art sich einmal ein solcher Umschwung vollzogen hat und ein zweites Mal nicht. Es liegt doch näher, hierin einfach die Ein-

Digitized by Google

wirkung äußerer Faktoren zu sehen, welche in erster Linie die Männchen beeinflussen, weil diese im allgemeinen überhaupt variabler sind und in der phyletischen Entwicklung vorangehen. Das Klima auf Juan Fernandez ist milder und wärmer als auf dem Festlande und rief leuchtendere Farben hervor nach dem allgemeinen Gesetz, daß die Farbenintensität mit dem Jahresmittel zunimmt. Es ist nicht richtig, für jede Farbennuance die geschlechtliche Zuchtwahl verantwortlich zu machen. Man kann sie höchstens für einen Teil der »biologischen« Farben in Anspruch nehmen, d. h. solcher Farben, die in offenbarem Zusammenhange mit dem Geschlechtsleben stehen. Wenn z. B. leuchtende Farben bei Nachtfaltern (*Catocala*-Species, Bären usw.) auftreten, so ist es klar, daß sie nur auf der Konstitution, auf dem Chemismus des Stoffwechsels beruhen können. Wenn aber die Vorderflügel unendlich vieler Nachtschmetterlinge eine ausgesprochene Rindenfärbung besitzen, so wird man hierin keine »konstitutionelle« Farbe sehen, sondern sie als Folge einer Auslese zu betrachten haben, weil es unverständlich ist, warum der Stoffwechsel in so auffallender Harmonie mit der Lebensweise stehen sollte. Ohne Zweifel finden sich nun auch vielfach biologische Farben unter den sekundären Geschlechtscharakteren, die bei den Liebeswerbungen eine große Rolle spielen, und höchstens auf diese kann die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl angewandt werden, nicht auf jeden kleinen Farbenunterschied der Geschlechter.

8. Wigand (1874, S. 155) erhebt folgendes Bedenken: wenn die Männchen fast immer aktiver sind als die Weibchen und diese aufsuchen, so sollte man auch erwarten, daß sie die wählenden sind. Die schöneren Farben, stärkeren Gerüche usw. sollten sich daher bei den Weibchen finden, was ja in vereinzelten Fällen auch beobachtet wird; so berichtet Dybowski [1]), daß die Gammariden des Baikalsees zur Brunstzeit eine lebhaftere Färbung annehmen, und zwar vornehmlich die Weibchen. Wigand vergißt, daß die Ornamente, Schwellapparate, beweglichen Anhänge, Parfümdrüsen und dergleichen in erster Linie die Aufgabe haben, die geschlechtliche Erregung des Männchens auszudrücken, um dann sekundär das Weibchen aufzuregen und für den Coitus geneigt zu machen. Deshalb müssen diese Erregungsorgane sich beim Männchen vorfinden, was nicht ausschließt, daß auch diese eine gewisse Wahl ausüben,

---

[1]) Dybowski, W., Beiträge zur näheren Kenntnis der in dem Baikalsee vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden. Beiheft zum V. 10 der Horae Soc. entomolog. Rossicae 1874.

Digitized by Google

d. h. auf einzelne schwächliche Weibchen nicht losgehen. Die Männchen zeigen ihre Erregung keineswegs nur vor den Weibchen, sondern der Zustand der Hoden ruft reflektorisch sie hervor. In zoologischen Gärten sieht man die *Machetes pugnax* ♂ wie verrückt um Steine, Holz, andre Vögel herumtanzen oder miteinander kämpfen, auch wenn kein einziges Weibchen sich in der Voliere befindet. Desgleichen balzt und schleift der isolierte Auerhahn, wie man sehr schön im Frühjahr 1899 im Berliner Zoologischen Garten sehen konnte. Der Gesang der Stubenvögel beweist dasselbe, und bekannt ist auch, daß isolierte Hengste und Hunde onanieren. Die Weibchen hingegen sind im allgemeinen viel passiver. Selbst im begattungsfähigen Zustande bedürfen sie bei den höheren Tieren oft einer besonderen Anregung, ehe sie das Männchen zulassen, wovon man sich leicht an brünstigen Hündinnen überzeugen kann, die manchen Hund abweisen. Das »Wählen« der Weibchen ist daher vielfach ein negativer Vorgang, indem manche Männchen zurückgewiesen und nur einzelne zugelassen werden. Die Erregung der Männchen nimmt vielfach einen solchen Grad an, daß sie miteinander spielen, sich umherjagen und verfolgen und schließlich auf der höchsten Stufe miteinander kämpfen. So erklärt es sich, daß, wie Geddes-Thomson (1889, S. 28) betonen, auch sehr schön gefärbte Männchen (Kolibris) sich heftig befehden, anstatt sich bloß auf ihre Schönheit zu verlassen. Fr. Braun (1899, S. 298) sieht im Gesang der Vögel in erster Linie einen »Brunstruf«. Die Männchen fordern sich auf diese Weise zum Kampf heraus, namentlich die einsam lebenden (man denke an den Kuckuck), während die geselligen andre Mittel zur Herausforderung besitzen. Daß gute Sänger (Nachtigall) häufig unscheinbar gefärbt sind, möchte ich als eine Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auffassen. Tiere, die in so auffälliger Weise ihre Verfolger heranziehen, müssen ein Mittel haben, um sich bei Gefahr plötzlich verbergen zu können. Sie bedürfen daher mindestens einer Schutzfärbung des Rückens (Drosseln), um sich zum Erdboden fallen lassen zu können und dann von oben schwer sichtbar zu sein.

9. Cunningham (1900, S. 31) macht folgende Einwände, die leicht zurückzuweisen sind: erstens die sekundären Sexualcharaktere treten im allgemeinen erst zur Zeit der Geschlechtsreife auf, während man erwarten sollte, daß eine von den Weibchen ausgeübte Selection diese Charaktere immer weiter gegen die Jugendperiode verlegen würde, weil bei frühzeitiger Entwicklung derselben sie zur Brunstzeit um so stärker ausgebildet sein müßten. Hierauf ist zu sagen, daß die Schmuckfarben im allgemeinen in Korrelation zu den Sexual-

Digitized by Google

organen stehen, und damit in der Zeit ihres Auftretens begrenzt sind; ihr früheres Erscheinen würde auch gleichgültig sein, denn sie vermögen nicht zu wirken ohne die geschlechtliche Erregung des Männchens, und diese hängt ab von der Reife der Hoden. Zweitens soll die sexuelle Selection nicht erklären, warum die sekundären Charaktere der Männchen nicht auf die Weibchen vererbt werden. Es ist klar, daß die Darwinsche Theorie auf den Vererbungsmechanismus überhaupt kein Licht wirft, ebensowenig wie auf den Ursprung der Variationen. Deshalb braucht sie aber nicht unrichtig zu sein (vgl. S. 3).

10. Endlich hat Morgan (1903, S. 213—220) sich sehr entschieden gegen die Theorie der sexuellen Zuchtwahl ausgesprochen, ohne aber uns etwas besseres zu bieten; denn wenn er behauptet, die sekundären Geschlechtscharaktere seien durch Mutation entstanden, so ist damit nur gesagt, daß sie da sind. Kein Descendenztheoretiker kann annehmen, daß der Schwanz des Pfaues, so wie er jetzt ist, plötzlich auftrat. Er muß allmählich geworden sein, und als Ursache der organischen Steigerung kennt die Mutationstheorie nur das Prinzip der Auslese im Kampf ums Dasein, welches aber hier versagt. Ich verweise im übrigen auf meine Kritik des Morganschen Buches (Plate 1906), speziell auf S. 195, 196.

Als Ergebnis unsrer Untersuchungen über den zweiten, die Erregungsorgane betreffenden Teil der geschlechtlichen Zuchtwahl möchte ich folgende Sätze aufstellen:

1. Daß weibliche Tiere unter den Männchen das eine oder das andre »auswählen«, wird durch die zurzeit vorliegenden Beobachtungen so gut wie nicht bestätigt. Das Wählen der Weibchen ist eher ein negativer Vorgang, indem gewisse Männchen zurückgewiesen werden durch die Sprödigkeit der Weibchen.
2. Die Erregungsorgane der Männchen ziehen in sehr vielen Fällen die Aufmerksamkeit der Weibchen auf sich und versetzen letztere in geschlechtliche Aufregung; sie werden dadurch zu »Werbemitteln«.
3. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß, wenn erhebliche Variationen der Erregungsorgane oder in den Stellungen und Bewegungen der erregten Männchen auftreten, die Weibchen diejenigen Männchen am ehesten zulassen, welche sie am meisten aufregen.

Digitized by Google

4. Eine Züchtung von Ornamenten auf Grund bewußter Auswahl kleiner individueller Differenzen ist ausgeschlossen, da man den Weibchen nicht zumuten kann, daß sie vor oder während der geschlechtlichen Erregung kleine Unterschiede beachten. In Betracht kommen für die geschlechtliche Zuchtwahl also nicht kleine Abweichungen in den Farbenmustern oder in der Art des Geruchs oder Gesangs, welche nur durch Überlegung wahrgenommen werden können, sondern ausschließlich Abänderungen des Gesamteffektes, welche instinktiv zum Bewußtsein kommen. Eine solche Änderung der Gesamtwirkung kann häufig schon durch kleine Variationen veranlaßt werden: feinste, nur mit dem Mikroskop wahrnehmbare Linien können Schillerfarben hervorrufen; durch eine weiße Federspitze von nur 2 mm Länge kann ein leuchtender Fleck gebildet werden, indem die Federn sich gegenseitig verdecken und nur die Spitze frei lassen.
5. Manche Ornamente werden in so auffälliger Weise vor dem Weibchen zur Schau getragen, und ihre Lage am Körper steht in so offenbarer Beziehung hierzu, daß sie nicht allein durch den Chemismus des Stoffwechsels entstanden sein können. Solche biologische Farben lassen sich durch geschlechtliche Zuchtwahl erklären.
6. Man muß sich hüten, jeden Farbenunterschied, durch den sich das Männchen nach menschlichen Begriffen vorteilhaft vor dem Weibchen auszeichnet, als die Folge der geschlechtlichen Zuchtwahl hinzustellen. Das Gebiet der konstitutionellen Farben ist ein sehr weites. Erst wenn eine sinnfällige Beziehung zwischen Färbung und Lebensweise nachgewiesen ist, dürfen die Prinzipien der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl herangezogen werden.

B. Andre Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl durch andre Erklärungen zu verdrängen, und es ist dies ein deutlicher Hinweis, wie sehr man allgemein gefühlt hat, daß die sexuelle Selection im besten Falle nur imstande ist, einen kleinen Teil der vielgestaltigen sekundären Geschlechtsunterschiede verständlich zu machen. Diese Versuche lassen sich in drei Gruppen gliedern.

Digitized by Google

Die erste geht von korrelativen Beziehungen zwischen Keimdrüse und äußeren Geschlechtszeichen aus, die zweite sucht einen Gegensatz zwischen männlicher und weiblicher Konstitution zu konstruieren, und die dritte faßt nur einige Spezialfälle ins Auge.

Erste Gruppe: **Korrelative Erklärungen.**

1. Die Korrelationstheorie. Sehr verbreitet ist die Anschauung, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale in Korrelation stehen mit den Sexualdrüsen, daß diese nicht nur den Reiz[1]) liefern, welcher die Entwicklung der für das betreffende Geschlecht charakteristischen Bildungen auslöst, sondern auch die Ausbildung der Eigentümlichkeiten des andern Geschlechts wenigstens in vielen Fällen verhindert. Nimmt man mit Emery (1893, S. 413) an, daß die Hoden einen andern Reiz ausüben als die Ovarien, so müssen die Geschlechter voneinander verschieden ausfallen. Näheres über die Korrelationsbeziehungen ist nicht bekannt, so daß auch auf diesem Wege ein eigentliches Verständnis noch nicht erzielt worden ist; ja in jüngster Zeit mehren sich die Tatsachen, welche beweisen, daß diese Beziehungen unter Umständen fehlen können. Am genauesten untersucht ist das Wechselverhältnis zwischen dem Cervidengeweih und den Sexualorganen durch die schönen Arbeiten von Rörig (1901), aus denen hervorgeht, daß Epididymis und Vas deferens einen ebenso großen korrelativen Einfluß ausüben wie die Hoden, daß aber auch andre Verhältnisse eine abnorme Geweihbildung bewirken können, nämlich eigentümlicher Bau der Stirnzapfen oder Abwesenheit derselben, Erkrankungen und Verletzungen der Weichteile oder des Skelets.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, das Kapitel der sexuellen Korrelationen ausführlich zu behandeln, sondern ich werde nur die wichtigsten Tatsachen in verschiedene Gruppen zusammenfassen und zeigen, daß diese Wechselbeziehungen keineswegs allgemeingültige und unabänderliche sind. Das beste Mittel, um sie näher zu ergründen, ist die Kastration, die Entfernung der Keimdrüsen; fallen nach dieser Operation regelmäßig gewisse Sexualcharaktere aus, so ist bewiesen, daß diese zu ihrer Entstehung den formativen Reiz der Hoden bzw. der Eierstöcke nötig haben; treten sie trotz derselben auf, so fehlt diese korrelative Abhängigkeit.

Die Wirkungen der Kastration lassen sich in folgende Gruppen einteilen[2]).

---

[1]) Durch ein »inneres Secret«. Vgl. hierzu S. 79.

[2]) Die hier erwähnten Beobachtungen sind zum Teil entlehnt von Hegar (1903).

Digitized by Google

a) Ausfall eines sekundären Sexualcharakters, und zwar unabhängig vom Lebensalter des kastrierten Tieres. Dieser Fall kommt meines Wissens nur beim Geweih der Cerviden vor, und zwar ist der Grund offenbar der, daß Jahr für Jahr während des ganzen Lebens das Geweih erneuert wird, das Wachstum desselben also nicht begrenzt ist.

b) Kastration von Jugendformen bewirkt Ausfall oder Entwicklungshemmung der sekundären und vielfach auch der primären Merkmale des betreffenden Geschlechts: helle Stimme, Bartlosigkeit, mangelhafte Behaarung der Pubes, kleiner Penis früh operierter Eunuchen, Verkümmerung der Brustdrüse nach Ovariotomie bei Mädchen. Beim Kapaun geht die krähende Stimme verloren, und der Kehlkopf, der Kamm, die Kopflappen[1]), die Sporen und die Sichelfedern bleiben klein. Alle diese Tatsachen erklären sich unter der Annahme, daß die Kastration eine Entwicklungshemmung bewirkt, wofür auch spricht, daß bei jugendlichen männlichen oder weiblichen Kastraten die Verknöcherung verlangsamt wird: die Diaphysen der Röhrenknochen bleiben durch Knorpel getrennt, oder verknöchern spät, die Sutura sphenobasilaris bleibt offen, das Zungenbein ist auch in reiferen Jahren noch knorpelig. Eine solche Hemmung des Wachstums braucht sich aber nicht auf alle sekundären Organe zu erstrecken. So fand Sellheim (Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere, in Beitr. zur Geburtshilfe u. Gynäk. von Hegar, 5, 1904), daß bei Hähnchen, die im Alter von 2 bis $2^1/_2$ Monaten kastriert worden waren, die Kämme und Lappen zwar klein blieben, während die Sporen und Sichelfedern eher größer wurden als bei normalen Hähnen. Ebenso besitzt der Kapaun ein glänzenderes Gefieder als der Hahn, was aber wohl nur eine Folge der intensiven fettreichen Ernährung ist.

c) Kastration ausgewachsener Individuen verändert nicht die sekundären Merkmale, kann aber die primären Teile (Leitungswege, äußere Genitalien) zur Verkümmerung bringen, was sich leicht aus dem Nichtgebrauch erklärt. Die Brustdrüse der Frau bleibt unverändert nach Ovariotomie, und Melkkühe geben sogar nach Entfernung der Eierstöcke längere Zeit und mehr Milch als vorher. Die Prostata der Eunuchen ist oft sehr leistungsfähig.

d) Kastration ruft zuweilen die sekundären Charaktere des andern Geschlechts hervor. Obwohl Hegar (1903) diesen

[1]) Die Kleinheit des Kammes und der Kopflappen ist vielleicht nur Folge des Umstandes, daß diese Organe meist nach der Kastration abgeschnitten werden, um die Tiere zu kennzeichnen.

Digitized by Google

Satz nicht gelten lassen will, scheint er mir doch durch einige Tatsachen gesichert zu sein. Ich erinnere an die stärkere Entwicklung der Zitzen bei Wallachen und Ochsen, bei welch letzteren auch die Hörner sich vergrößern und dadurch denen einer Kuh ähnlich werden; an das Brüten der Kapaune; an die Geweihe, welche zuweilen bei weiblichen Cerviden mit erkrankten Genitalien auftreten; an Hennen, die im Alter hahnenfedrig werden, und an den Bart alter Frauen; endlich an die von GIARD[1]) studierten Erscheinungen der »Castration parasitaire«. In den letzteren Fällen hat die Erkrankung oder die Altersrückbildung der Keimdrüse denselben Effekt wie eine Kastration zur Folge gehabt. Hierher gehört auch eine Beobachtung von STANDFUSS (1899, S. 5), welcher durch Wärme Weibchen von *Rhodocera rhamni* mehr oder weniger in gelbe Formen überführen konnte, wobei aber die Keimdrüsen verkümmerten. Es hat also, wie es scheint, die Degeneration der Ovarien den männlichen Typus hervorgerufen.

Da viele andre Beobachtungen lehren, daß in jedem Organismus eine Anzahl latenter Anlagen schlummern (Beispiele siehe bei PLATE, 1906, S. 782), so wird man aus solchen Erscheinungen schließen müssen, daß in jedem Individuum die Anlagen beider Geschlechter vorhanden sind, was sich für die Wirbeltiere auch aus der Ontogenie des Genitalapparates beweisen läßt. Jedes Tier ist ein potentieller Zwitter, bei dem das eine Geschlecht latent bleibt, sich aber unter Umständen nach Kastration oder im Alter bemerkbar macht. Entwickeln sich gleichzeitig beide Anlagen, so resultiert ein Zwitter, was ja bekanntlich als Ausnahmeerscheinung überall bei getrennt geschlechtlichen Arten vorkommen kann. Sehr auffallend sind die als Maskulinismus bzw. Femininismus bezeichneten Fälle, bei denen die sekundären Merkmale mehr oder weniger ausgesprochen dem andern Geschlecht angehören. So z. B. wenn bei einer Frau trotz Ovarien und weiblicher Leitungswege ein Bart und eine tiefe Stimme vorhanden sind, oder wenn ein Gynäcomast trotz der Hoden und des Penis stark entwickelte Brüste, breite Hüften, Bartlosigkeit und hohe Stimme aufweist. In solchen Fällen muß die Korrelation, wenn sie

[1]) GIARD fand, daß *Stenorhynchus phalangium* Penn., dessen Geschlechter sehr verschieden sind, durch *Sacculina fraissei* seine Geschlechtsdrüsen verliert, und daß dann die sekundären Merkmale des eignen Geschlechts reduziert, die des andern zur Entwicklung gebracht werden, z. B. kleinere Schere, breiter Schwanz beim ♂, rückgebildete Abdominalfüße beim ♀. — Ähnliche Beobachtungen liegen von verschiedenen Untersuchern vor. So erwähnt CUNNINGHAM (1902, S. 40, nach PEREZ), daß bei stylopierten Andraenen die Geschlechtsorgane und damit auch sekundäre Merkmale verkümmern: die Weibchen bekommen schmälere Hinterbeine, und ihre Pollenbürstchen fehlen oder sind reduziert.

Digitized by Google

überhaupt bestand, nachträglich unterdrückt worden sein. Forel (1904, S. 578) erwähnt eine hermaphrodite Ameise (*Azteca mülleri*), deren Kopf zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich war. Hinterleib und Genitalorgane waren, »soweit untersucht« wurde, vollständig männlich.

e) Kastration selbst jugendlicher Organismen ist zuweilen völlig wirkungslos: die sekundären Merkmale entwickeln sich trotz fehlender Keimdrüsen normal, eine korrelative Gebundenheit ist nicht vorhanden. Oudemans (1899) hat auf diese interessante Ausnahme aufmerksam gemacht, indem er zeigte, daß beim Schwammspinner (*Ocneria dispar*) eine Kastration der Raupen die Ausbildung der sekundären Charaktere und der sexuellen Instinkte (Coitus, Bildung des Schwammes) nicht im geringsten beeinträchtigt, und seine Angaben sind von Kellogg (1904) für die Raupen von *Bombyx mori* durchaus bestätigt worden. Bei diesen Spinnern wird also der Dimorphismus nur durch die Vererbung veranlaßt, und hängt nicht mehr ab von dem formativen Reiz der Keimdrüse, wie ja auch Eigenschaften des einen Geschlechts zuweilen durch Vererbung auf das andre Geschlecht übertragen werden (Geweih des weiblichen Renntiers, Sporen bei den Dorkinghennen, Brustdrüse männlicher Säuger). Will man diese Annahme nicht machen, so bleibt wohl nur folgende Möglichkeit übrig. So wie der Geschlechtssinn centralen Ursprunges ist und nicht erst durch die Genitaldrüsen hervorgerufen wird (sexuelle Verirrungen bei Kindern, Vorliebe der Mädchen für Puppen, Coitusversuche bei Ratten, welche lange vor der Pubertät kastriert worden sind [Steinach 1894, S. 336]), so könnten auch die sekundären Charaktere durch Reize des Nervensystems veranlaßt werden, indem diese z. B. in der Haut eine männliche bzw. weibliche Färbung oder z. B. am Kopf verschiedene Fühler auslösen.

f) Bei angeborenem Mangel der Keimdrüse sind zuweilen die übrigen primären und sekundären Organe vorhanden. Hegar (1903) schließt hieraus, daß diese Merkmale nicht korrelativ von den Keimdrüsen abhängen können und verweist auf folgende Beobachtungen. Ein an Phthise mit 24 Jahren gestorbenes Mädchen hatte völlig weiblichen Körperbau mit normaler Büste, Vulva und Hymen. Die Scheide war ein kurzer Blindsack; Uterus, Tuben und Eierstöcke fehlten. Das Becken war trichterförmig. Andre Fälle beweisen, daß ein Uterus sich auch ohne Ovarien ausbilden kann. Einseitiger Defekt des Ovars ist in $^1/_3$ der Fälle mit normalem Uterus verbunden, während bei $^2/_3$ derselben das Uterushorn

Digitized by Google

und die Tube auf der Seite des Defekts fehlen oder verkümmert sind. Rudimentäre Ausbildung des Eierstocks ist oft mit andern Defekten verbunden: »So sieht man kleinen Wuchs, grazilen Knochenbau, mangelhafte Behaarung, kindliches Becken, äußerst dürftige oder fehlende Mamma, Defekt einer Niere, Stenose der größeren Gefäße usw.« Desgleichen treten kongenitale Defekte der Hoden häufig mit andern Anomalien auf: der Samenstrang kann fehlen, die Rute ist klein, der Hodensack fehlt oder ist schlaff, das Gesicht und die Pubes sind mangelhaft behaart, der Kehlkopf ist klein und die Stimme hoch. Ähnliche Beobachtungen liegen auch für Haustiere vor (siehe Müller, 1905, S. 16). Hegar vermutet, daß in solchen Fällen dieselbe pathologische Ursache das Fehlen oder den Defekt der Keimdrüse und die übrigen Anomalien hervorgerufen hat, daß die letzteren aber nicht korrelativ von jener bedingt wurden.

Zusammenfassung bezüglich der Korrelationstheorie. Aus diesen sechs Gruppen von Tatsachen ergeben sich folgende Schlüsse:

Die Korrelationstheorie in ihrer strengen Form, nach der alle primären und sekundären Geschlechtscharaktere immer durch einen formativen Reiz der Keimdrüsen hervorgerufen werden, ist nicht aufrecht zu erhalten, da diese Merkmale zuweilen auch bei fehlenden Geschlechtsdrüsen auftreten. Verschiedene Arten und verschiedene Charaktere derselben Art können sich in dieser Hinsicht ungleich verhalten, so daß drei Stufen solcher Wechselbeziehungen unterschieden werden können.

a) Die vollständige Korrelation: jene Charaktere zeigen sich nur, wenn die Keimdrüsen vorhanden und normal ausgebildet sind. Beispiel: das Geweih der Cerviden. Diese Stufe kann als der ursprüngliche Zustand angesehen werden und ist wahrscheinlich sehr weit verbreitet, doch fehlen experimentelle Studien noch so sehr, daß sie sich nicht sicher abgrenzen läßt von

b) der unvollständigen Korrelation: die Sexualdrüse wirkt fördernd auf die Ausbildung der primären und sekundären Sexualcharaktere ein. Kastration jugendlicher Individuen bewirkt daher eine Entwicklungshemmung dieser Merkmale, und angeborene Defekte der Keimdrüse haben meist weitere Anomalien zur Folge. Beispiel: Mensch.

Digitized by Google

c) Die Korrelation fehlt: die sekundären Merkmale (alle oder nur ein Teil?) sind ganz unabhängig von dem Vorhandensein der zugehörigen Keimdrüse, und ihr Auftreten wird anscheinend von dem Vererbungsmechanismus reguliert. Wir werden dann annehmen müssen, daß die Keimdrüse und die zugehörigen äußeren Merkmale auf denselben Entwicklungsreiz abgestimmt sind und aus diesem Grunde als Regel zusammen auftreten. Wird aber die Bildung der Keimdrüse durch lokale Nebenumstände (Kastration der Anlage) unterdrückt, so entwickeln sich die äußeren Merkmale unverändert. Beispiel: einige Spinner. Für primäre Sexualcharaktere ist diese Stufe meines Wissens noch nicht nachgewiesen.

Aus dieser Stufenfolge sexueller Korrelationen scheint hervorzugehen, daß in der Natur die Tendenz besteht, die sekundären und vielleicht auch die primären Charaktere allmählich unabhängig zu machen von den auslösenden Reizen der Keimdrüsen und sie wie diese nur durch die Vererbung zu regulieren. Wie nach Ansicht der Lamarckianer ein Organ, z. B. eine Schwiele, zuerst durch äußere Reize hervorgerufen wird, im Laufe der Stammesgeschichte aber unabhängig von diesen Reizen und zu einer erblichen Eigenschaft werden kann, so scheint sich derselbe Prozeß hier abzuspielen, nur mit dem Unterschiede, daß nicht ein äußerer, sondern ein innerer Reiz durch die Vererbung ausgeschaltet wird. Die getrennt geschlechtlichen Organismen sind potentielle Zwitter, bei denen aber normalerweise nur die Charaktere des einen Geschlechts sich entwickeln. Einzelne Merkmale des andern Geschlechts können aber unter Umständen durch Verletzung, Altersrückbildung oder Entfernung der Keimdrüse ausgelöst werden.

Endlich sei noch betont, daß die Korrelationstheorie in keinem scharfen Gegensatz zur Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl steht und daher mit dieser wohl vereinbar ist, denn sie sucht den Ursprung der sekundären Merkmale zu erklären, während Darwin von der Variabilität derselben ausgeht. Beide Theorien greifen das Problem an verschiedenen Punkten an.

2. Cunningham (1900, S. 37 ff.) sucht die sekundären Geschlechtsmerkmale von einem doppelten Gesichtspunkt aus zu erklären. Er betrachtet sie erstens als somatogene Eigenschaften, welche erblich geworden sind, aber in der Weise, daß die Vererbung sie hervorruft »for the most part only in that period of life and in that class of individuals in which they were originally acquired«. Zweitens sollen

Digitized by Google

sie bestehen »in modifications of growth in particular parts of the body, very often in excessive growth or hypertrophy. They may, in fact, in many cases, be correctly described as excrescences, and these excrescences are as truly the result in the first instance of mechanical or other irritation, as a corn in the human epidermis. But the irritation and the consequent hypertrophy or proliferation have been in every generation inseparably associated with a certain condition of the organism, that condition, namely, in which the testes, or the ovaries in certain cases, were mature and active«. Mit diesen Worten scheint mir mehr eine Umschreibung als eine Erklärung der Tatsachen gegeben zu sein. Cunningham bleibt uns den Beweis schuldig, daß diese Bildungen durch »mechanischen oder irgend einen andern Reiz« entstanden sind, und ebensowenig erfahren wir, warum sie ursprünglich nur somatogenen Ursprunges sein sollen und nicht zum Teil auch aus Keimesvariationen hervorgegangen sein können. Es ist bis jetzt noch niemandem gelungen, eine Schmuckfarbe, eine Duftschuppe, einen Bart oder andre passive Organe auf mechanische Reize zurückzuführen. Ferner bleibt es unverständlich, warum denn diese Reize der Außenwelt immer nur die Männchen zur Fortbildung getrieben haben. Daß alle diese auffallenden Attribute der Männchen eine natürliche Ursache haben, ist selbstverständlich. Aber diese lamarckische Auffassung genügt nicht, denn das Problem besteht gerade darin, zu erklären, warum nur das eine Geschlecht durch äußere oder innere Faktoren so hochgradig modifiziert wurde.

Zweite Gruppe:

Der Dimorphismus beruht auf gegensätzlicher Konstitution der Geschlechter.

3. Einige Forscher behelfen sich mit der Scheinerklärung, daß die specifische Körperkonstitution die Sexualunterschiede bedinge, womit stillschweigend anerkannt wird, daß ein tieferes Eindringen nicht möglich sei. So sagt Kramer (1877, S. 169): »Es muß in der Anlage einer Art liegen, gerade die an ihr beobachtete Färbung, Zeichnung u. dgl. an sich zum Vorschein zu bringen.« Geddes-Thomson (1889, S. 22) geben dieser Auffassung einen noch schärferen Ausdruck. »Farbenpracht, überreichliche Entfaltung von Haaren und Federn, die Tätigkeit der Geruchsdrüsen, und selbst die Entwicklung von Waffen werden nicht erklärt und können auch nicht erklärt werden (außer teleologisch) durch geschlechtliche Zuchtwahl, sondern in Ursprung und kontinuierlicher Entwicklung sind sie Äußerungen einer männlichen, bzw. einer ihr entgegengesetzten weib-

Digitized by Google

lichen Konstitution. Um dieser These einen paradoxen Ausdruck zu verleihen, so sind alle sekundären Sexualcharaktere im Grunde primäre und sind Äußerungen desselben allgemeinen Körperhabitus, wie der ist, welcher die Bildung männlicher Elemente in dem einen Falle oder weiblicher in dem andern zur Folge hat.« Ebenso soll einem Referat zufolge Mivart die in Rede stehenden Bildungen auf eine innere Kraft zurückführen. — Es liegt auf der Hand, daß mit diesen Sätzen nichts gewonnen ist, sondern daß sie eigentlich nur eine Umschreibung der trivialen Weisheit sind, daß männliche und weibliche Tiere sehr verschieden sein können.

4. Jäger (1874, S. 132) und Eimer (1889, S. 14 und a. a. O.) vertreten eine männliche Präponderanz in der phyletischen Entwicklung, d. h. das Männchen eilt auf Grund seiner größeren Variabilität dem Weibchen voraus und bezeichnet daher den weiter fortgeschrittenen höheren Typus. Schon Darwin (1883, S. 212 ff.) weist an verschiedenen Beispielen nach, daß die Männchen im allgemeinen mehr modifiziert sind als die Weibchen. Die Weibchen verwandter Arten pflegen einander und den Jungen weit mehr zu ähneln, als die Männchen sich gleichen. Dieses Gesetz ist in den letzten Jahrzehnten durch sehr viele Beobachtungen gestützt und auch auf den Menschen ausgedehnt worden. Schwalbe (1898, S. 10) kommt zu dem Schlusse, daß das Weib weniger variiert als der Mann. Es gilt dies für die Maße des Schädels, der Nase, der Ohren, der Hand- und Fußknochen und für gewisse Muskeln. Pearson (1897, nach Referat) hatte dasselbe behauptet, aber die sekundären Geschlechtscharaktere ausgenommen. Wenngleich also die männliche phyletische Präponderanz im Tierreich zweifellos in der weitesten Verbreitung existiert, so herrscht sie doch nicht ausnahmslos. Die mir bekannten Fälle von nachweisbarer weiblicher Präponderanz sind zum Teil erklärbar als Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse, welche in erster Linie das Weibchen beeinflußten. Dahin gehören jene Parasiten (Copepoden, Sacculinen u. a.), deren Weibchen durch eine enorme Produktion von Eiern und die Festheftung an dem Wirtstier hochgradig umgestaltet worden sind, während die mehr oder weniger frei beweglichen Männchen eine primitivere Organisation bewahrt haben. Ferner manche Insekten, deren Weibchen sekundär ihre Flügel verloren haben, während sie bei den Männchen nicht verkümmerten. In dieselbe Kategorie sind zahlreiche Fälle von Mimikry bei weiblichen Schmetterlingen zu zählen, während das weniger schutzbedürftige Männchen die ancestrale Färbung bewahrt hat. Wir verdanken Haase (1891) zahlreiche Beispiele dafür, daß die Mimikry immer bei

Digitized by Google

den Weibchen beginnt, Eimer (1895) hat weitere Fälle mitgeteilt und wohl der beste Kenner auf diesem Gebiete, Poulton (1898, S. 580), hat sich in demselben Sinne ausgesprochen. Indem nun weit verbreitete Arten in verschiedenen Regionen verschiedene Schmetterlinge imitieren, kann ein merkwürdiger Polymorphismus der Weibchen sich ausbilden. Eins der schönsten Beispiele hierfür ist der afrikanische *Papilio merope*, von dem fünf verschiedene Sorten Weibchen, aber nur eine männliche Form bekannt sind. Unter diesen verschiedenen Weibchen ist ein nichtmimetisches, welches dem Männchen sehr ähnelt und daher wohl die ancestrale Form seines Geschlechts darstellt (siehe Weismann 1902 I, S. 106 ff.). Piepers (1898) konstatierte für die Pieriden im allgemeinen weibliche, in einigen Fällen männliche Präponderanz, ohne aber den Schlüssel des Verständnisses zu finden. Unter den Vögeln sind einige Arten bekannt, z. B. unter den Turniciden, deren Weibchen mehr geschmückt und aggressiver sind als die Männchen, dann aber pflegen auch die Rollen im Brutgeschäft vertauscht zu sein. In einer Anzahl von Fällen kann man die weibliche Präponderanz nicht aus der Lebensweise ableiten: beim afrikanischen Rhinozeros hat das Weibchen viel größere Doppelhörner als das Männchen; bei den Chitonen sind die Ovarien fast genau so gebaut wie die Hoden, und durch Verschmelzung sekundär unpaar geworden. Die ursprüngliche Bilateralität läßt sich am Hoden noch an zwei Längsreihen von Gefäßen erkennen, während sie im Ovar zu einer Längsreihe verschmolzen sind.

Jede Präponderanz des einen Geschlechts muß natürlich zu sekundären Sexualcharakteren führen, die demnach überwiegend den männlichen Tieren zufallen werden. Darwin meint (S. 214), die größere Begierde der Männchen habe indirekt zu der viel häufigeren Entwicklung sekundärer Sexualcharaktere geführt als bei Weibchen, und dazu käme als zweite Ursache die größere Variabilität aus uns unbekannten Gründen. Die wechselnde Stärke der Leidenschaften zur Erklärung morphologischer Differenzen heranzuziehen, ist offenbar sehr gewagt, jedoch läßt sich einiges zugunsten dieser Auffassung sagen. Je leidenschaftlicher die Männchen sind, desto mehr werden sie miteinander kämpfen, und es können auf diese Weise zunächst Kampfmittel (Waffen, eventuell auch Gesang) erzeugt werden; weiter setzt sich psychische Erregung in Bewegungen um, Schwellorgane werden mit Blut gefüllt, Federn und bewegliche Körperabschnitte (Schwanz) aufgerichtet und niedergeschlagen. Dadurch wird diesen Organen mehr Blut zugeführt, sie wachsen intensiver und bilden vielleicht auch mehr Pigment. Indem derartige Gebrauchswirkungen

Digitized by Google

erblich wurden und sich im Laufe der Generationen akkumulierten, entstanden die verlängerten Schwanz-, Kopf- und Brustfedern und die beweglichen Lappen am Kopfe und Halse vieler Vögel, wobei sexuelle Selection häufig in diesen Prozeß mit eingegriffen haben mag. Darwin legt natürlich das Hauptgewicht auf die geschlechtliche Zuchtwahl, aber er hat auch den Lamarckschen Standpunkt vertreten, wie z. B. aus dem Satze (1883, S. 215) hervorgeht: »die bedeutende Kraft des Männchens während der Zeit der Liebe scheint häufig seine Färbung intensiver zu machen«. Im übrigen ist »männliche Präponderanz« ein Terminus technicus, der nur besagt, daß die Männchen variabler sind als die Weibchen und daher in der phyletischen Entwicklung vorangehen, aber es ist klar, daß hiermit noch keine wirkliche Erklärung gegeben ist.

5. Die eben skizzierte Auffassung der Schmuckfarben ist von Wallace (1889, Kap. X) weiter durchgeführt worden. Er glaubt, daß sie besonders bei lebhaften Männchen sich finden, mit Vorliebe im Bereiche der Hauptmuskeln und Nerven auftreten und ihre Entstehung einem »Surplus of vitality«, einem Überschuß an Lebenskraft, verdanken. Es sind Kraftdokumente, und da durch die natürliche Zuchtwahl stets die stärksten und gesündesten Individuen für die Fortpflanzung reserviert werden, so konnte auf diesem Wege eine allmähliche Steigerung der Ornamente eintreten. In demselben Sinne sagen Eimer und Fickert (1901, S. 11): Die Prachtfarben sind »Kraftfarben, ein Ausdruck besonderer Kraftfülle, eine Folge hervorragenden Säftezuflusses, verteilt unter dem Einflusse der Korrelation«. Das einfachere Kolorit der Weibchen ist in der Regel als eine Schutzfärbung aufzufassen, die fast ausnahmslos bei den Vögeln nur dann durch eine prächtigere, an das Männchen erinnernde Färbung ersetzt wird, wenn das Weibchen beim Brüten nicht sichtbar ist, also in Erdlöchern, Baumhöhlen oder geschlossenen Nestern nistet. Eine Ausnahmestellung nehmen manche große Vögel ein, die sich selbst verteidigen können und in beiden Geschlechtern ziemlich gleich gefärbt sind, wie Raubvögel, Raben, Meeresvögel. Ferner kann das Bedürfnis der Geschlechter, sich leicht wahrzunehmen, zu »Erkennungsfarben«, »recognition-marks« führen, so besonders bei Herdentieren, die bald das Männchen, bald das Weibchen besonders auszeichnen. Eine letzte Kategorie stellen die Warnfarben dar, grelle, häufig mimetische Farben, welche andeuten, daß das Tier besondere Verteidigungswaffen besitzt, oder die das Vorhandensein derselben vorspiegeln. Die mimetischen Farben finden sich überwiegend bei Weibchen, da diese eines größeren

Digitized by Google

Schutzes bedürfen. Wallace sucht also die geschlechtliche Selection zu eliminieren und alle Farbengegensätze der Geschlechter auf natürliche Zuchtwahl zurückzuführen. Soweit es sich hierbei um Schutzmittel handelt, wird ihm jeder Darwinist recht geben. Fraglich kann nur sein, ob größere Aktivität intensivere Farben zu erzeugen vermag oder nicht, denn daß die Männchen fast ausnahmslos lebhafter und beweglicher sind als die Weibchen, kann nicht bestritten werden. Ich habe auch schon oben (bei 4) hervorgehoben, daß bewegliche Anhänge auf diese Weise zu stärkerem Wachstum angeregt werden konnten und sich so verlängerte Federn, Schwelllappen und mancherlei Kopfanhänge gebildet haben mögen. Es ist jedenfalls auffallend, daß derartige Bildungen besonders am Kopf, Hals, Schwanz und den Flügeln, also an den vier Körperregionen sich zeigen, welche die beweglichsten sind. Darf man aber annehmen, daß die mit höherer Beweglichkeit stets verbundene stärkere Blutzufuhr auch eine vermehrte Pigmentablagerung zur Folge hat? Dem widerstreitet die allgemeine Beobachtung, daß die Beine der Arthropoden und Wirbeltiere, welche sicherlich die am meisten bewegten Teile sind, sich keineswegs durch relativen Farbenreichtum auszeichnen. Sie sind vorwiegend monoton gefärbt, und dasselbe gilt für die Zunge der Säuger. Auch das Herz, das beweglichste und blutreichste Organ der Tiere, pflegt nicht pigmentreich zu sein. Da leuchtende Farben bei festsitzenden oder sehr langsamen Tieren (Korallen, Actinien, Nemertinen, Nudibranchiern) vorkommen, so ist es klar, daß der Satz: Farbenpracht wird durch hohe Beweglichkeit erzeugt, für die meisten Klassen und Familien nicht zutrifft. Grelle Farben sind offenbar nicht selten konstitutionelle Eigentümlichkeiten, wie sie ja auch oft an inneren Organen beobachtet werden. Sie zeichnen sich dann aber immer durch Eintönigkeit und durch Mangel an Mustern und Zeichnungen aus. G. und E. Peckham (1890), denen wir die beste Kritik der Wallaceschen Theorie verdanken, heben hervor, daß zahlreiche Vögel (die Höhlenbrüter und Verwandte), im ganzen etwa 1200 Arten, also ungefähr $^1/_{10}$ aller Vögel, in beiden Geschlechtern ziemlich gleich gefärbt sind, und daß bei diesen Species der Unterschied in der Lebhaftigkeit und Beweglichkeit der Geschlechter doch sicherlich derselbe ist wie bei den übrigen Vögeln. Also hier haben die Weibchen trotz geringerer Beweglichkeit die Farbenpracht der Männchen erhalten. Ebenso sind viele männliche Vögel nicht besonders lebhaft und doch sehr bunt (Hühner, Enten), und sehr gute und ausdauernde Flieger (Raubvögel, Möwen, Albatrosse, Sturmvögel und namentlich Schwalben)

Digitized by Google

können unscheinbar gefärbt sein. Ich möchte hinzufügen, daß gerade die brillantesten Farben, blau, grün, die Metall- und Schillerfarben, optische Farben sind, also nicht durch die Menge und Farbe des Pigments, sondern durch lamellösen Bau und durch Oberflächenstrukturen zustande kommen, und daß hierauf doch unmöglich der Grad der Beweglichkeit und Erregbarkeit Einfluß haben kann. Es bleibt ferner unverständlich, warum der Überschuß an Kraft und Gesundheit sich bei den Männchen nicht auf alle Organe gleichmäßig verteilt hat, sondern nur auf gewisse Regionen der Körperoberfläche einwirkte. Die Wallacesche Erklärung der Farbenpracht männlicher Tiere durch greater vigour and excitability ist also nicht haltbar, und man ist gezwungen, hierin entweder ausschließlich konstitutionelle Farben zu sehen oder solche, die zwar ihrem ersten Ursprung nach konstitutionell waren, aber durch das Eingreifen der geschlechtlichen Zuchtwahl nach dieser oder jener Richtung weiter entwickelt und so zu biologischen Farben geworden sind. Weitere Bemerkungen gegen die Wallacesche Theorie findet der Leser bei Poulton (1900, Kap. XVI).

6. Wallaces Theorie vom männlichen Kraftüberschuß ist von verschiedenen Forschern in modifizierter Form übernommen worden. So kehrt mehrfach die Ansicht wieder, daß die Menge von Kraft, welche das Weibchen auf die Bildung der Eier und eventuell auf die Brutpflege zu verwenden hat, auf die übrige Organisation einwirkt und dasselbe daran hindert, auf derselben Differenzierungsstufe wie die Männchen zu bleiben oder sich pari passu mit ihnen weiter zu entwickeln. Schon Darwin (1883, S. 215) sagt: »Das Weibchen hat viele organische Substanz auf die Bildung seiner Eier zu verwenden, während das Männchen bedeutende Kraft aufwendet in den heftigen Kämpfen mit seinen Nebenbuhlern, im Umherwandern beim Aufsuchen des Weibchens, in Anstrengen seiner Stimme, ... Die bedeutende Kraft des Männchens während der Zeit der Liebe scheint häufig seine Färbung intensiver zu machen, unabhängig von irgend einem auffallenden Unterschiede vom Weibchen.« Reichenau (siehe S. 208) und Lameere (1904, S. 1341) haben ähnliche Gedanken geäußert. Letzterer meint, die längeren Fühler der männlichen Bockkäfer fänden ihr Äquivalent bei den Weibchen in der größeren Arbeit, welche die Ausbildung der Eier erfordert. Die Hörner der männlichen Lamellicornier sollen sich auf eine kleine Vertiefung mit gezähneltem Rand am Kopf und am Brustschild zurückführen lassen. Ein solches Körbchen findet sich auch bei andern Käferfamilien, die in Mulm oder Erde graben, kann also als eine

Digitized by Google

ursprüngliche Bildung angesehen werden. Der Energieüberschuß der Männchen führte zur Ausbildung jener Zähnchen, die bei den Weibchen klein blieben oder sich rückbildeten. Bei *Geotrupes stercorarius* hingegen, bei dem beide Geschlechter sich um die Nachkommenschaft bemühen, sehen sie auch gleich aus. Bei den Grabwespen erhält nach Fabre die männliche Larve nur halb soviel Nahrung als die weibliche, ein Überschuß an Lebenskraft wird dem Männchen daher nicht mit auf den Weg gegeben, und es ist dem Weibchen sehr ähnlich und häufig sogar kleiner als dieses. Poulton (1890, S. 294, 295) knüpft an die Moseleysche Entdeckung an, daß bei *Saturnia carpini* ♀ die Fühlerhülsen an der Puppe viel zu groß sind im Vergleich zum Fühler des Schmetterlings. Dieser hatte also früher größere Fühler und befindet sich jetzt im Zustande der Degeneration. Dasselbe folgt aus der Betrachtung der Flügelscheiden an der Puppe für die rudimentären Flügel von *Orgyia*. Aus diesen und ähnlichen Beispielen zieht Kennel (1896) den Schluß, die Weibchen der Schmetterlinge und vieler andrer Tiere repräsentierten allgemein im Vergleich zum Manne einen degenerierten Typus, und diese Inferiorität der Weibchen sei sekundär aus einem ursprünglichen Homomorphismus der Geschlechter entstanden, indem das Ovar das Nährmaterial andern Organen (z. B. den Fühlern, Flügeln) entzogen habe.

Diese Auffassungen lassen sich in der folgenden Weise kurz zusammenfassen. Es besteht ein Gegensatz in der Konstitution der Geschlechter, welcher sich in der Verwendung der verfügbaren Kräfte äußert. Das Weibchen verzehrt dieselben zum großen Teil in der Erzeugung der dotterreichen Eier und in der Brutpflege und kann daher auf die Fortbildung der eignen Organisation im Laufe der Phylogenie weniger Kraft verwenden als das Männchen. Dieses verfügt im Vergleich mit dem Weibchen über einen gewissen Kräfteüberschuß, der sich in lebhafteren Bewegungen, intensiveren Leistungen der Organe und größerer Variabilität äußert. Daher eilt das Männchen in der phyletischen Entwicklung voran und ist im allgemeinen höher organisiert, während das Weibchen den einfacheren ursprünglichen Typus vertritt.

Einen gewissen Gegensatz zwischen männlicher und weiblicher Konstitution wird gewiß jeder Zoologe anerkennen, denn er läßt sich durch viele Tatsachen belegen; trotzdem aber scheint es mir unmöglich, den männlichen Kraftüberschuß als morphologisches Erklärungsprinzip anzuerkennen. Die Kräfte eines Organismus beruhen auf seinem Stoffwechsel, und dieser kann unter Umständen zur Auf-

Digitized by Google

speicherung von Fett oder andern Reservestoffen führen, welche eine latente Kraftquelle bilden. Ein regerer Stoffwechsel kann auch zu größerer Beweglichkeit und zu intensiverem Gebrauch der Organe führen, wodurch diese — vom Lamarckschen Standpunkt aus — auf eine höhere Stufe gehoben werden können. Aber es entbehrt jeder physiologischen Begründung, wenn man die bizarren Fortsätze der Lamellicornier, die Schmuckfarben und Hautanhänge der Vögel, verlängerte Flossenfäden der Fische und viele andre Bildungen einfach als Folge eines intensiveren Stoffwechsels ausgibt. Eine solche Erklärung ist zu allgemein, um zu befriedigen. Es mag sein, daß ein Körnchen Wahrheit in der Lehre vom männlichen Kraftüberschuß enthalten ist, aber es wird nötig sein, sie in speziellere und damit exaktere Bahnen zu lenken. Sie steht nicht im Gegensatz zur Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, denn sie sucht, wie die Korrelationstheorie, nur den Ursprung der Variationen zu erklären.

Ähnlich steht es mit dem Kennelschen Versuch, die Inferiorität der Weibchen darauf zurückzuführen, daß die Ovarien zuviel Nahrung für sich beanspruchten. Ich glaube nicht, daß mit dieser Auffassung viel gewonnen ist, denn erstens läßt sie sich offenbar nur auf einen ganz kleinen Bruchteil der sekundären Sexualcharaktere anwenden, nämlich nur auf rudimentärer oder auf primitiver Stufe stehen gebliebene Organe weiblicher Tiere, zweitens ist nicht einzusehen, warum das Plus von Nahrung, welches dem Ovar zugute kommt, nur einem oder zwei Organen entzogen werden und sich nicht vielmehr auf alle gleichmäßig verteilen sollte. Bei direkt benachbarten Organen ließe sich wohl verstehen, daß das eine kleiner wird, wenn das andre erheblich sich vergrößert, denn man könnte annehmen, daß derselbe Nahrungsstrom beide versorgt. Daß aber durch Vergrößerung des Ovars bloß die am Kopfe, also weit ab sitzenden Fühler benachteiligt werden sollten und andre Organe nicht, ist nicht an sich verständlich, sondern bedürfte wieder einer Hilfshypothese zur Erklärung der geringeren Freßlust eben dieser Fühler.

7. Geddes-Thomson drücken die sxuellen Gegensätze in folgender Weise aus. Die Männchen sind »katabolisch«, d. h. infolge ihrer erhöhten Aktivität neigen sie zu »destruktiven« Prozessen, die sich in gesteigerter Excretion und vermehrter Pigmentablagerung äußern, während die Weibchen »anabolisch«, d. h. »konstruktiv« sind und ihre Kraft zur Bildung lebensfähigen Protoplasmas (Eier) verwenden. Es liegt auf der Hand, daß derartige Ausdrücke die Tat-

Digitized by Google

sachen nur umschreiben, aber nicht erklären. Sie haben höchstens insofern Wert, als sie den Inhalt eines ganzen Satzes in ein Wort zusammenfassen.

Dritte Gruppe: **Erklärungen einiger Spezialfälle.**

8. Jäger (1874, S. 133) hat zur Erklärung der männlichen Schmuckfarben die Theorie des »Männeropfers« aufgestellt. Die leuchtenden Farben sind bei einzelnen Arten nützlich und werden deshalb durch die natürliche Zuchtwahl begünstigt, weil sie die Aufmerksamkeit der Feinde auf sich ziehen, wodurch die für die Fortpflanzung wichtigen Weibchen indirekt geschützt werden. Das Weibchen ist an sich durch die Sorge um die Nachkommenschaft mehr Gefahren ausgesetzt als das Männchen und bedarf daher eines erhöhten Schutzes (Schutzfärbungen). Wenn nun nicht durch irgend ein Mittel die Zahl der Männchen herabgesetzt wird, so tritt eine Überproduktion derselben ein, und das Gleichgewicht der Geschlechter wird gestört. Jäger sieht in dem »Hochzeitskleid« der Männchen daher ein direktes Schutzmittel der Weibchen, welches gerade dann auftritt, wenn das Schutzbedürfnis am größten ist. Elf Jahre später ist Stolzmann (1885) zu genau denselben Anschauungen gelangt, und zwar offenbar ohne Kenntnis der Jägerschen Schrift, er sieht jedoch die Überzahl der Männchen als feststehende Tatsache an, wodurch die Weibchen eines Teiles der Nahrung verlustig gehen und auch unnötigerweise belästigt werden, namentlich von den »Junggesellen« (die mâles célibataires sont comme des parasites). Die natürliche Zuchtwahl sucht diesen Übelstand zu beseitigen durch die Kämpfe der Männchen untereinander und durch die Schmuckfarben, welche die Raubvögel anziehen. Der Gedankengang dieser Forscher befriedigt wenig, denn dadurch, daß die Männchen den Beutetieren zum Opfer fallen, erwächst den Weibchen noch kein Schutz, und ebensowenig ist eine geringe Überzahl von Männchen für die Erhaltung der Art eine Gefahr. Stolzmann geht außerdem vielfach zu weit. Wenn er z. B. meint, die Schutzfärbung der Weibchen sei ein Mittel, um die schon begatteten Individuen vor überflüssigen Belästigungen zu sichern, so kann ihm jeder Stockentenerpel, der die eigne Gattin verläßt und auf Liebesabenteuer auszieht, beweisen, daß dieses Mittel nicht genügt. Und wenn er den Flatterfedern der Nachtschwalben (*Cosmetornis*, *Macrodipteryx*) die Bedeutung zuschreibt, den Flug der Männchen zu verlangsamen, damit auf diese Weise das Weibchen mehr Nahrung erhält, oder die Balzspiele auffaßt als Ver-

Digitized by Google

gnügungen der Männchen untereinander, welche sie von den brütenden Weibchen fernhalten sollen, so sind dies Übertreibungen, die keiner weiteren Zurückweisung bedürfen.

9. Hinsichtlich der Reichenauschen Theorie, daß die Geweihe, Hörner und verlängerten Vorderbeine der männlichen Lamellicornier durch Vererbung von den Weibchen übernommen sind, aber hypertrophisch wurden, siehe das oben auf S. 208 Gesagte.

10. Endlich hat Knatz (1891) die Rückbildung oder den Schwund der Flügel bei weiblichen Schmetterlingen durch ungünstige äußere Einflüsse (Druck, Stoß, Kälte, Feuchtigkeit), welche die Raupe oder die Puppe wiederholt trafen, zu erklären versucht. Solche Deformitäten konnten sich von den Männchen aus nicht vererben, denn wenn diese flugunfähig wurden, so gelangten sie nicht zur Fortpflanzung. Die natürliche Zuchtwahl sorgte dafür, daß nur gut fliegende Männchen sich mit Weibchen paarten. Bei den Weibchen hingegen konnten sie auf die folgenden Generationen übertragen werden. Gegen diese Auffassung hat Kennel (1896, S. 12, 13) mit Recht eingewandt, daß die ungünstigen Faktoren sich schwerlich von Jahr zu Jahr so regelmäßig wiederholt haben werden, daß eine erbliche Befestigung eintrat[1]), und daß damit auch noch nicht erklärt sei, warum die Flügelverkümmerung nicht von den Weibchen auf die Männchen übertragen wurde, da gleichgeschlechtliche Vererbung doch nur für sekundäre Sexualcharaktere, die von den Geschlechtsorganen ausgelöst werden, aber nicht für andre neu auftretende Eigenschaften gilt. Dieses letztere Bedenken halte ich nicht für gerechtfertigt und würde es nicht gegen Knatz äußern, denn die stummelflügeligen Weibchen werden sicherlich anfangs neben ebensolchen Männchen auch geflügelte erzeugen, und wenn diese allein sich fortpflanzen, so ist dadurch ein Gegengewicht geschaffen gegen die Übertragung der Rudimentation auf das männliche Geschlecht. Der erste Einwand genügt auch vollständig, zumal im Hinblick auf die so viel näher liegende Annahme, daß eine primäre Vergrößerung des Ovars die Tiere schwerfällig machte und vom Fliegen abhielt, was sekundär eine Inaktivitätsatrophie der Flügelmuskeln veranlaßte. Diese wirkte auf das Keimplasma ein und veranlaßte eine Rückbildung aller Flügeldeterminanten (vgl. dieses Kapitel, Abschnitt 3).

Zusammenfassung bezüglich der Entstehung der sekundären Sexualmerkmale. Ein Rückblick auf die besprochenen Theorien

[1]) Vorausgesetzt, daß sie auf diesem Wege überhaupt möglich war.

Digitized by Google

lehrt, daß die Entstehung der sekundären Geschlechtscharaktere ein in vieler Hinsicht dunkles Gebiet ist. Eine nicht geringe Zahl läßt sich auf natürliche Zuchtwahl zurückführen, andre als Wirkungen vermehrten Gebrauchs bzw. Nichtgebrauchs und verschiedener Lebensweise deuten. Die sexuelle Zuchtwahl bietet eine genügende Erklärung für die Waffen der Männchen, während gegen ihre Anwendung auf die Ornamente nicht geringe Bedenken erhoben werden können; aber sie ist immerhin besser als jeder andre Versuch und ist daher noch vorläufig beizubehalten. Andre Unterschiede lassen sich verstehen auf Grund der allgemeinen Tatsache, daß die Männchen auf Grund ihrer größeren Variabilität in der phyletischen Entwicklung vorangehen. Zahllose sekundäre Sexualcharaktere verschließen sich bis jetzt überhaupt dem Verständnis, und ihre Entstehung wird dann zurückgeführt auf korrelative Einflüsse der Hoden bzw. der Ovarien, weil es für sehr viele Fälle erwiesen ist, daß sich jene Merkmale nur an geschlechtsreifen Tieren ausbilden. Da anzunehmen ist, daß die männlichen Keimdrüsen einen andern Reiz ausüben als die weiblichen, so folgt schon hieraus ein gewisser Grad von Dimorphismus. Die Korrelationstheorie und die Lehre von der gegensätzlichen Konstitution (Stoffwechsel) der Geschlechter lassen sich mit der Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl vereinigen, denn sie suchen die Ursachen der Variationen der äußeren Sexualcharaktere aufzudecken, während Darwin zu erklären suchte, warum diese Variationen nach bestimmten Richtungen hin gesteigert werden. Aus allem ergibt sich, daß die sekundären Geschlechtsunterschiede so außerordentlich vielgestaltig sind, daß eine einheitliche Erklärung von einem Gesichtspunkt aus überhaupt nicht möglich ist, sondern daß sie nur aus dem Zusammenwirken der verschiedensten Faktoren verstanden werden können.

---

2. Rouxs Theorie vom züchtenden Kampf der Teile im Organismus.

(Intralkampf. — Intraselection, Histonalselection von Weismann. — Cellularselection von Haeckel. — Sélection organique von Delage.)

In seiner epochemachenden Abhandlung über den Kampf der Teile im Organismus sucht Roux (1881) das Problem zu lösen, woher die innere Zweckmäßigkeit der Lebewesen stammt. Fast alle Organismen sind nicht nur durch äußere Anpassungen für ihre

Digitized by Google

Existenzbedingungen eingerichtet, sondern auch ihre inneren Organe zeigen in unverkennbarer Weise eine den Funktionen entsprechende zweckmäßige Anordnung oder Struktur der Teile. Die Spongiosa der Knochen ist z. B. nach den Linien des stärksten Druckes und Zuges angeordnet, und in unendlich vielen hohlen Organen sind die Muskeln oder Bindegewebsfibrillen der Wandung nicht wirr durcheinander angeordnet, sondern verteilen sich regelmäßig auf Längs- und Querschichten. Andre Beispiele für diese Struktur- oder innere Zweckmäßigkeit findet der Leser auf S. 14—16. Roux meint, diese inneren Zweckmäßigkeiten ließen sich nicht durch Personalselection nach dem Prinzip der natürlichen Zuchtwahl erklären, denn die kleinen hierbei möglichen individuellen Unterschiede — ob z. B. ein Tier einige Knochenbälkchen mehr oder weniger habe — könnten nicht Selectionswert besitzen. Hier sei ein neues Erklärungsprinzip vonnöten, welches der natürlichen Selection zu Hilfe komme, und er findet dieses in dem Intralkampfe, den sämtliche Teile eines Organismus untereinander führen. Es soll nach Roux ein beständiger Kampf um Nahrung, funktionelle Reize und Raum zwischen den Molekeln, d. h. den kleinsten biologischen Einheiten einer Zelle, zwischen den Zellen eines Gewebes und im gewissen Grade auch zwischen den Geweben eines Organs und zwischen verschiedenen Organen stattfinden. In diesem Kampfe siegen die für den jeweiligen Reiz bestqualifizierten Elemente, die übrigen werden zurückgedrängt oder vernichtet, und das Resultat desselben ist eine von der Personalselection ganz unabhängige Züchtung zweckmäßiger Strukturen. Die Organismen erhalten auf diese Weise die wunderbare Fähigkeit »der direkten funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen«, sie besitzen in sich das Mittel zur Vervollkommnung ihrer Organe. Damit der Leser deutlich den Gedankengang Rouxs erkennt, lasse ich hier seine eignen Worte aus einer seiner jüngsten Publikationen (1902, S. 638, 639) folgen: »Die Ableitung der funktionellen Struktur beruht, um hier nur das leichtest darzustellende Beispiel zu reproduzieren, beim Knochen darauf, daß der funktionelle Reiz des Gewebes (Druck, eventuell Zug) sich an bestimmten, von der Lage der Druckaufnahme- und Abgabefläche abhängigen Stellen und dadurch zugleich in bestimmten sogenannten trajectoriellen Richtungen am stärksten fortpflanzt. Wo nun die Knochenbälkchen diese Richtung nicht haben, werden sie nach meiner Darlegung an denjenigen Seiten, wo es an in den Druckrichtungen gelegener Knochensubstanz fehlt, am stärksten gedrückt; infolgedessen wird gerade an diesen Stellen durch Reizung der Osteo-

Digitized by Google

blasten Knochen angebildet, bis so viel vorhanden ist, daß die Fortleitung des Druckes bzw. des Zuges in den Richtungen stärkster Wirkung, den Trajectorien, erfolgt. In demselben Maße als letzteres geschieht, wird die auf der entgegengesetzten Seite des Bälkchens außerhalb dieser Richtung ihm angefügte Knochensubstanz nicht bzw. nicht mehr genügend gedrückt, und da ihr der erhaltungsfähigmachende Reiz fehlt, verfällt sie der Inaktivitätsatrophie (sie wird von Osteoklasten aufgefressen). Dadurch, daß also auf der funktionell stärker beanspruchten Seite der Bälkchen Knochensubstanz angebildet wird, wird die auf der andern Seite gelegene Knochensubstanz entlastet und damit in ihrer Selbsterhaltungsfähigkeit geschädigt. Es findet also eine Konkurrenz, und zwar um den ‚funktionellen Reiz' statt.« Nach Roux spielt sich der Intralkampf hauptsächlich zwischen gleichartigen Elementen, also zwischen den Molekeln einer Zelle und den Zellen desselben Gewebes ab, zwischen heterogenen Größen (verschiedenen Geweben desselben Organs bzw. verschiedenen Organen) soll der Kampf jedoch von untergeordneterer Bedeutung sein und nur das Gleichgewicht derselben kontrollieren und regulieren. Pfeffer (1894, S. 37) ist in dieser Hinsicht, wie mir scheint, konsequenter, indem er keine solche Grenzlinie innerhalb des Intralkampfes anerkennt.

Was nun dem Rouxschen Werke seine große Bedeutung verleiht, das ist nach meiner Ansicht nicht die skizzierte Lehre vom Kampfe der Teile — diese halte ich mit Wolff und Delage für irrig, **soweit sie beansprucht, die inneren Anpassungen erklären zu können** —, sondern der Umstand, daß Roux in ihm eine eingehende Analyse der allbekannten Tatsache gegeben hat, daß Gebrauch stärkt und Nichtgebrauch schwächt. Er hat sich das große Verdienst erworben, die außerordentliche Tragweite dieser Elementareigenschaft der Organismen für die Bildung neuer Formen und zweckmäßiger Strukturen ausführlich dargelegt zu haben. Ihm verdanken wir die beste Zusammenstellung aller derjenigen Beobachtungen, welche nur den einen Schluß zulassen, daß die funktionellen Reize eine trophische Wirkung ausüben, d. h. daß jedes Organ durch die andauernde Betätigung seiner Funktion angeregt wird zu stärkerer Ernährung und Vermehrung seiner Elementarteile, und daß hieraus eine erhöhte Leistungsfähigkeit resultiert.

Dieses »Gesetz der funktionellen Anpassung« gilt übrigens nicht für alle Organe und Gewebe: es läßt sich nicht anwenden auf solche Elemente, welche auf einer bestimmten Altersstufe die Fähigkeit des Wachstums und damit der Regeneration verlieren, wie z. B.

Digitized by Google

die Flügel und Extremitäten der ausgebildeten Insekten. Auch die Zähne und Krallen werden bei den Säugern durch andauernden Gebrauch höchstens schlechter, und die meisten Sinnesorgane werden durch Übung nicht in ihren percipierenden Elementen, sondern, wie es scheint, nur in ihren Leitungsbahnen verbessert. Jede Übung hat eine gewisse Abnutzung im Gefolge, die bei Übermüdung größer ist als die erzielte Steigerung der Leistungsfähigkeit. Ferner kann die trophische Reizbarkeit in einzelnen Fällen zu Hypertrophien und damit zu unzweckmäßigen Bildungen führen. Das Herz der Säuger und des Menschen wird trotz andauernder Tätigkeit im Laufe der Jahre höchstens schwächer und reagiert dann auf Überanstrengung mit einer unzweckmäßigen Herzerweiterung.

Ich bestreite also nicht, daß es trophische Reize gibt und leugne ebensowenig, daß ein Intralkampf häufig bis zu einem gewissen Grade stattfindet[1]), namentlich bei beweglichen Zellen (Leucocyten, Spermatozoen)[2]) und bei Regeneraten[3]), sondern die folgenden Bemerkungen sollen nur zeigen, daß

---

[1]) Roux (1902, S. 642) erwähnt folgendes Beispiel: Wenn Frauen zulange stillen, ohne geeignete Nahrung zu erhalten, so bleiben die neugebildeten Knochen kalklos und weich, weil die Milchdrüsen den Kalkgehalt des Blutes vorwegnehmen und für die Knochen nicht genug übrig bleibt.

[2]) Wenn z. B. bei Säugern die Befruchtung hinten in den Oviducten oder sogar, wie die Extrauterinschwangerschaften vermuten lassen, auf den Eierstöcken stattfindet, so werden nur die lebenskräftigsten Samenfäden so weit vordringen. Hierin liegt eine ähnliche Anpassung wie in dem Hochzeitsfluge der sozialen Insekten, der dazu dient, nur ein sehr leistungsfähiges Männchen zur Begattung zuzulassen. Lang (1904, S. 503) fand, daß, wenn eine *Helix hortensis* zuerst von einer *hortensis* begattet wird und nachher von einer *nemoralis*, die nach der zweiten Copula abgelegten Eier trotzdem von dem zuerst aufgenommenen Sperma der eignen Art befruchtet werden, welches also dem fremden Sperma überlegen ist.

[3]) Tornier (1906a) hat gezeigt, daß in der regenerierenden Schwanzspitze von *Triton cristatus* die verschiedenen Gewebe sehr verschieden rasch wachsen, wenn so operiert wird, daß der Schwanzkern (Wirbelsäule und Muskulatur) von einem schnell verheilenden Hautlappen überragt wird. Am raschesten wächst die Wirbelsäule (Fig. 37, *e*) und dehnt dabei passiv die Hautspitze aus und reizt sie hierdurch zu intercalarem Längenwachstum. In die hierbei entstehenden Hohlräume (p_1, p_2) über und unter der Wirbelsäule dringt dann das hyaline Bindegewebe ein. Verheilen die Hautlappen sehr rasch, so resultiert ein ganz kurzer Schwanz, weil die Haut bald so erstarkt, daß sie sich nicht mehr dehnen läßt und dann das Wachstum der Wirbelsäule hemmt.

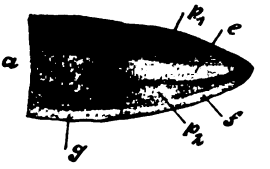


Fig 37. Verheilte Schwanzspitze von *Triton cristatus* nach Tornier 1906 a, S. 352.

Ähnliche Beobachtungen machte Tornier (1906b) an dem Schwanzregenerat von *Pelobates fuscus*. In solchen Fällen beeinflussen sich die Gewebe dank ihrer verschiedenen Wachstumsintensitäten, wobei das am schnellsten wachsende Gewebe

Digitized by Google

erstens das Gesetz der funktionellen Anpassung nicht durch den Intralkampf erklärt wird. Beide Erscheinungen: die trophische Reizbarkeit und der Kampf der Teile sind ganz unabhängig voneinander;

zweitens der Intralkampf nur eine ganz untergeordnete Bedeutung hat und nicht zu inneren Zweckmäßigkeiten führt, sondern diese entstehen, wie die äußeren Anpassungen, nach dem Prinzip der natürlichen Zuchtwahl, wobei freilich die trophische Reizbarkeit vielfach durch Erzeugung von Variationen unterstützend eingreift. Mit andern Worten: »der Kampf der Teile züchtet nicht[1].«

Zu diesem Zweck weise ich auf folgende Punkte hin:

1. Wie Wolff (1898, S. 64, Anm.) schon mit Recht hervorgehoben hat, ist es unmöglich, »innere« Anpassungen in einen scharfen Gegensatz zu »äußeren« zu stellen. Sie unterscheiden sich nur dadurch, daß die ersteren in mehr indirekter Beziehung zu den Existenzbedingungen stehen. Außerdem kann dasselbe Organ, z. B. eine Kralle, eine äußere Zweckmäßigkeit zeigen, indem sie etwa besonders gut zum Aufreißen trockenen Bodens eingerichtet ist, und gleichzeitig innerlich, in ihrer Struktur zweckmäßig konstruiert sein. Wenn die natürliche Zuchtwahl imstande ist, äußere Anpassungen zu züchten, z. B. das Haarkleid eines Säugers immer dichter zu machen zum Schutze gegen die Kälte, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht auch die Zahl der Knochenbalken zu vermehren oder, wenn es von Vorteil ist, an gewissen Stellen zu vermindern befähigt sein sollte. Roux befindet sich in einem prinzipiellen Irrtum, wenn er die Tragweite der natürlichen Selection auf die äußeren Anpassungen beschränken will. Wenn eine Rasse eines Säugers kompakte Knochen, eine andre solche mit Markraum bildet, so kann die Beweglichkeit der ersteren dadurch so viel geringer sein, daß sie unterliegt, und so können fort und fort immer feinere Unter-

---

entweder den andern den Raum wegnimmt und sie dadurch behindert, oder indem es einen günstigen Reiz ausübt und sie zu weiterem Wachstum antreibt. Während man im letzteren Fall unmöglich von einem »Kampf« reden kann, ist dieser Ausdruck im ersteren berechtigt. Es ist daher richtiger, nicht allgemein von einem »Kampf der Gewebe im Regenerat« zu sprechen, sondern von gegenseitiger Beeinflussung der Gewebe. Ganz klar aber ist, daß in diesen Fällen die Wechselwirkung der Gewebe nicht züchtet, d. h. alles Minderwertige unterdrückt und nur das physiologisch Leistungsfähige hervorgehen läßt. Im Gegenteil sind krüppelhafte Regenerate, z. B. kurze Dauerschwänze, sehr häufig.

[1]) Ähnlich urteilt auch E. v. Hartmann (1903).

Digitized by Google

schiede von vitaler Bedeutung werden, wenn nur der Kampf ums Dasein entsprechend scharf ist. Die äußere Leistungsfähigkeit eines Tieres hängt so sehr von dem Bau der inneren Organe ab, daß die Zuchtwahl ebensogut auf diese wie auf äußere Anpassungen einzuwirken vermag. Das Prinzip des Intralkampfes ist daher keineswegs notwendig. Es wäre jedoch möglich, daß der Kampf der Teile mit der natürlichen Selection kooperierte, daß beide in demselben Sinne wirkten. Wir werden daher zu untersuchen haben, welche Wirkungen der Intralkampf eventuell haben könnte.

2. Die Fähigkeit, trophisch reizbar zu sein, ist eine Elementareigenschaft der Organismen, wie die Fähigkeit zu assimilieren, zu empfinden und zu atmen. Sie wird durch den Intralkampf nicht erklärt, sie ist überhaupt zurzeit unerklärbar, es sei denn, daß man annehmen will, sie sei von den primitivsten Protozoen an allmählich durch Personalauslese gezüchtet worden. Aber dies wäre natürlich keine Erklärung ihres Ursprunges, sondern es wäre damit nur gesagt, weshalb sie sich jetzt bei allen Individuen vorfindet und wodurch sie eventuell gesteigert worden ist. Roux gibt auch zu, daß er von der funktionellen Anpassungsfähigkeit als einer zwar in ihrer Existenz sicher nachgewiesenen, aber nicht erklärten Tatsache ausgeht. Seine Nachfolger vergessen aber diesen Punkt vielfach und stellen es so dar, als ob die eminent nützliche Eigenschaft, durch Übung an Kraft und Substanz zu gewinnen, eine Folge des Kampfes der Teile sei, der, wie alle übrigen inneren Zweckmäßigkeiten, so auch diese erzeugt habe. Ebensowenig besitzen wir eine Erklärung der Inaktivitätsatrophie, denn wenn Roux (S. 81) sagt, der funktionelle Reiz wird schließlich zu einem unentbehrlichen Lebensfaktor, so ist dies nur eine Umschreibung der Tatsachen. Wenn ein andauernder Reiz eine Zelle zum Wachstum anregt, so folgt daraus noch nicht, daß beim Fortfall des Reizes nun eine Rückbildung der Zelle eintreten muß. Sie könnte ja auf Grund ihrer Assimilationskraft auf der einmal erreichten Stufe stehen bleiben. Sagt man: die aktive Zelle zieht mehr Nahrung an sich und zwingt dadurch die ruhende zur Unterernährung, so vergißt man erstens, daß Rückbildungen sehr oft bei einem Überschuß von Nahrung, wie er sich in reichlicher Fettbildung dokumentiert, stattfinden und zweitens, daß wir nicht verstehen, warum eine Zelle nicht nach dem Gesetz der Energieerhaltung genau so viel Material assimiliert, als sie verbraucht, sondern bei Tätigkeit mit Überbilanz, bei Ruhe mit Unterbilanz arbeitet. Diesem Problem steht der »Intralkampf« machtlos gegenüber.

Digitized by Google

3. In der Ontogenie spielt der Intralkampf keine Rolle. Die Furchung und Embryonalentwicklung wird unter normalen Verhältnissen vollständig beherrscht von der Vererbung, so daß für den Kampf der Teile nichts mehr zu tun übrig bleibt. Es findet eine friedliche und gesetzmäßige Abspaltung der einzelnen Zellen und eine Trennung derselben nach ihren verschiedenen Qualitäten statt, und es erhalten nicht die stärksten Zellen alle und die schwächsten gar keine Nahrung, sondern jede empfängt so viel, wie sie zu ihrem Wachstum nötig hat. In einer Blastula von 32 Zellen entscheidet nicht die Nahrungsgier der einzelnen Zellen, welche stärker und welche schwächer wachsen, welche rascher und welche langsamer sich teilen soll, sondern für jede Species besteht ein bestimmtes Wachstumsgesetz. Es geht sicherlich in einem Embryo nicht zu wie in einer Agar-Agarkultur, welche mehrere Bakteriensorten enthält, von denen schließlich nur diejenige mit der stärksten Lebenskraft übrig bleibt. Würde die Freßgier der Furchungszellen über die Weiterentwicklung entscheiden, so müßten in kurzer Zeit einige wenige, besonders assimilationsfähige Zellen die Oberhand gewinnen, und damit würden nur einige Qualitäten erhalten bleiben; eine eigentliche Differenzierung in Tausende von verschiedenen Zellensorten wäre nicht möglich. Wird ein Ei angestochen oder geschüttelt und auf diese Weise ein Teil seines Dotters entfernt, so entsteht dennoch in fast allen Fällen ein normaler, wenngleich kleinerer Embryo. Nach der Rouxschen Theorie sollte man dieses Resultat nicht erwarten, denn der Intralkampf müßte sich nach der Elimination eines Teiles der kämpfenden Molekel in andrer Form abspielen. Hemi- und Dreiviertelembryonen würden sich hingegen schon eher verstehen lassen. Der gleiche Schluß muß aus der bekannten Tatsache gezogen werden, daß, wenn man Larven und überhaupt jugendliche Tiere hungern läßt, nur kleine Geschöpfe resultieren, aber nicht deformierte. Weismann hat Maden der Schmeißfliege möglichst wenig ernährt, so daß das gebotene Nahrungsquantum nur eben ausreichte, um die Tiere vor dem Verhungern zu bewahren. Trotzdem blieben alle Organe in demselben relativen Verhältnis; nur die absolute Größe nahm ab, aber kein Organ fiel aus oder wurde rudimentär, wie es sein müßte, wenn ein intensiver Kampf der Teile stattfände. Dieselbe Erscheinung des Zwergwuchses bei Unterernährung kennt man von vielen Tieren, namentlich Käfern und Hymenopteren, und auch von Pflanzen. Delage hebt mit Recht hervor, daß das Keimplasma durch viele Zellengenerationen hindurch unverändert weiter geführt wird, was ebenfalls ausschließt, daß die freß-

Digitized by Google

gierigsten Molekeln allein erhalten bleiben und alle übrigen verdrängen.

Es gibt viele Vorgänge, welche auf den ersten Blick für einen Intralkampf zu sprechen scheinen, aber bei näherer Betrachtung sich wegen ihres streng gesetzmäßigen Verlaufes doch nur auf immanente Wachstums- bzw. Vererbungsgesetze zurückführen lassen. Die Rumpfmuskeln des stromauf zum Laichen ziehenden Rheinlachses bilden sich außerordentlich zurück, während die Geschlechtsorgane sich vergrößern. Das Blut beläd sich mit dem Eiweiß der Muskeln und gibt dieses Nährmaterial an die Keimdrüsen ab, wie in ähnlicher Weise die Leucocyten (Phagocyten) der ausgewachsenen Kaulquappe den Schwanz ausfressen und die so aufgenommenen Stoffe andern wachsenden Organen zuführen. Beim männlichen Narwal (*Monodon monoceros*) ist bekanntlich der eine Eckzahn zu einem riesigen, bis 9 Fuß langen Stoßzahn ausgezogen, während der andre, von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen, nur als 6 Zoll langes Knöchelchen in der Alveole eingeschlossen ist. Hier könnte man an eine Rivalität der beiden Zähne denken, aber die Tatsache, daß der große immer links, der kleine immer rechts sitzt, nie umgekehrt, und daß, wenn zwei gleiche Stoßzähne vorhanden sind, beide die volle Größe erreichen, lehrt, daß auch hier innere Wachstumsgesetze obwalten. Bei den Reptilien funktionieren Urniere und Nachniere eine Zeitlang nebeneinander, bei Ophidiern bis zum ersten Winterschlaf, so daß eine gewisse Rivalität denkbar wäre. Da aber regelmäßig das Metanephros die Oberhand gewinnt, so entscheidet ein inneres Wachstumsgesetz, welches Mehnert (1897, S. 122, Anm.) bezeichnet als »korrelatives Vordringen eines lebenskräftigen Gewebes in ein vom absterbenden Gewebe eingenommenes, daher von selbst mit der Zeit freiwerdendes Gebiet«. In der Ontogenie und ebenso bei den Regenerationen spielt der Intralkampf demnach keine wesentliche Rolle, wir können durch ihn nicht das große Rätsel der Embryonalentwicklung lösen. Ich halte daher auch alle aus dem embryonalen Intralkampfe gezogenen Schlüsse für hinfällig, also z. B. den Satz Pfeffers (1894, S. 37): »Es kämpfen bei der Bildung jedes Organismus sämtliche Teile, und das Endergebnis ist, daß das, was der Organismus nach Erledigung seiner Entwicklung, also seines Hauptwachstums, an Teilen hervorbringt, etwas Gutes ist, das Beste, was er aus dem Vorhandenen überhaupt hervorbringen konnte, denn der Kampf der Teile ließ ja nur das funktionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare, überleben.« Wenn diese Anschauung richtig wäre, dann dürfte es keine Klumpfüße, Wasserköpfe und andre Mißgeburten geben,

Digitized by Google

denn bei der Bildung der Eier bzw. Samen merzt der Intralkampf alle minderwertigen Sexualelemente aus, es bleiben also nur gute übrig, von denen man von vornherein nur normale Embryonen erwarten sollte, und wenn während der Ontogenie diese rigorose Elimination weiter andauert, so sollte erst recht jede Möglichkeit zur Entstehung von Deformitäten ausgeschlossen sein. Trotzdem sind sie massenweise vorhanden, werden aber natürlich durch den konstitutionellen Intraspezialkampf bald nach der Geburt vernichtet. Wie soll ferner der embryonale Intralkampf imstande sein, »nur das funktionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare« überleben zu lassen, da ja doch fast alle Funktionen erst nach der Geburt einsetzen. Ich vermag mir wohl vorzustellen, daß auf diese Weise die gefräßigsten Embryonalzellen die Oberhand gewinnen, aber woraus folgt dann, daß diese zugleich die leistungsfähigsten sind? Das Optimum der Funktion ist doch in der Regel an eine gewisse mittlere Größe gebunden und sinkt bei zunehmendem Wachstum. Die Entscheidung über funktionelle Vorzüglichkeit oder Unbrauchbarkeit liegt demnach in der Hand des Personalkampfes und nicht in der des Intralkampfes.

Auch die Tatsachen der Symmetrie sprechen in demselben Sinne. Fände ein heftiger Kampf zwischen ungleichen Elementen auf beiden Körperseiten statt, so wäre es unverständlich, warum das Resultat trotzdem jederseits das gleiche ist. Und doch sehen wir, daß unser rechter Zeigefinger fast das Spiegelbild des linken ist. Die kleinen Differenzen, welche zwischen beiden bestehen, sind mit viel größerer Wahrscheinlichkeit auf verschiedenen Gebrauch als auf den Intralkampf zurückzuführen. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Fälle von lateralem Hermaphroditismus, wenn z. B. bei einem Schmetterling die linke Hälfte männlich, die rechte weiblich gefärbt ist. Die Medianebene pflegt dann beide Färbungen ganz scharf zu trennen, und eine solche scharfe Grenzlinie kann unmöglich die Folge eines Kampfes zwischen den beiden Sexualanlagen sein, sondern muß auf innerer Gesetzmäßigkeit beruhen.

Ich leugne nicht, daß ein Intralkampf bei der Bildung eines Gewebes oder eines Organs bis zu einem gewissen Grade vorkommt. Die einzelnen Zellen desselben Gewebes sind sicherlich mit nicht ganz gleichen Kräften begabt, und daraus muß eine Rivalität entspringen, die aber nicht beträchtlich sein kann, da ja fast jedes Gewebe von einer oder einigen wenigen Urzellen sich ableitet und demnach annähernd gleiche Qualitäten geerbt hat. Der Intralkampf wird in erster Linie dadurch hervorgerufen werden,

Digitized by Google

daß die Zellen eines Gewebes zum ernährenden Blutstrom verschieden situiert sind; die einen erhalten daher mehr, die andern weniger Nahrung, und daraus ergeben sich weitere Differenzen im Wachstum und in der Vermehrung. Es siegen also die Bestsituierten, diese aber werden nicht die Bestqualifizierten sein, sondern einen Durchschnittstypus darstellen, und eine derartige Intralauslese kann nur in ganz untergeordneter Weise, verbessernd oder verschlechternd, auf die Qualität der Elemente einwirken. Wenn also in einem Eierstock einige Zellen zu reifen Eiern heranwachsen, während andre das Follikel bilden oder indifferent bleiben, oder wenn bei *Hydra* von allen Ureiern nur eins zum definitiven Ei wird und die übrigen als Nahrung dienen, so kann auf diese Weise nicht irgend eine Strukturanpassung verbessert werden, sondern der Intralkampf sorgt höchstens dafür, daß nicht eine schwächliche, kranke Zelle zum fertigen Ei wird. Vielleicht entscheidet in einzelnen Fällen nicht einmal die Lage zum Blutstrom über das Schicksal der Zelle, sondern der Zusammenhang ist noch komplizierter. So findet W. Pauleke (1900, S. 196, 197), daß im Eierstock der Bienenkönigin die Differenzierung in Ei-, Epithel- und Nährzellen weder von der Lokalisation, noch von der Ernährung, sondern nur von inneren Faktoren bestimmt wird, indem durch erbungleiche Kernteilungen den Zellen ihre Qualitäten zugewiesen werden. Auch Gross (Untersuch. über die Histologie des Insekten-Ovariums. Zool. Jahrb. [Anat.] 18, S. 71—186) gelangt zu dem Resultat, daß die Eier und Nährzellen stets andern Ursprunges sind als die Follikelzellen. Damit wäre so gut wie jeder Intralkampf ausgeschlossen.

Aus allem folgt, daß der Kampf der Teile für die Ontogenie und Regeneration so gut wie bedeutungslos ist. Ein Organismus gleicht einem großen kunstreichen Beet, in dem viele verschiedene Blattpflanzen und Blumen zu bestimmten Mustern und Bildern angeordnet sind. Ein solcher lebender Teppich kann nur dadurch entstehen, daß der Gärtner nach einem bestimmten Plane die verschiedenen Samen ausstreut, nicht zu viele und nicht zu wenige, oder die jungen Pflanzen je nach Farbe und Blütezeit einsetzt. Die Rolle des Gärtners übernimmt für den heranwachsenden Organismus die Vererbung, nicht der Intralkampf, und wenn die Kraft der immanenten Wachstumsgesetze sich bis auf die Wiedererzeugung der feinsten Details erstreckt und dem Sohne, wie Delage richtig bemerkt, dieselbe kleine Krümmung der Nase verleiht wie dem Vater, so bleibt für den Kampf der Teile so gut wie nichts zu tun übrig.

Digitized by Google

4. Bei Neuerwerbungen findet kein züchtender Intralkampf statt oder höchstens in ganz untergeordneter Weise, sondern die betreffenden Strukturen entstehen entweder durch die direkte Wirkung der neu auftretenden Reize oder aus Keimesvariationen unbekannten Ursprunges.

In dem ersteren Falle entscheidet immer nur die zufällige Lage zum Reiz, ob die betreffenden Zellen sich umgestalten sollen oder nicht, aber nicht ihre Qualität. Denken wir uns z. B. ein Gefäß, in dessen Wandung die Bindegewebsfasern vollständig wirr nach allen Richtungen sich durchkreuzen, und nehmen wir an, daß auf dasselbe ein andauernder oder wiederholter Zug in der Längs- und Querrichtung ausgeübt wird, so werden die ganz oder annähernd in den Zugrichtungen liegenden Fasern am meisten gedehnt werden, sie werden infolge ihrer trophischen Reizbarkeit am stärksten sich vermehren und bei erblicher Gebrauchswirkung im Laufe von Generationen schließlich alle weniger günstig situierten Fasern verdrängen, so daß die Gefäßwandung jetzt eine Längs- und eine Ringfaserschicht aufweist. Ohne Zweifel ist auf diese Weise ein großer Fortschritt erzielt worden, aber diese Vervollkommnung der Struktur ist nicht die Folge des Intralkampfes, sondern sie beruht auf der Elementareigenschaft der trophischen Reizbarkeit. Nicht die bestqualifizierten, sondern die bestsituierten Fasern haben die übrigen beiseite geschoben, ihnen die Nahrung entzogen und sie schließlich vernichtet. Man kann natürlich in einem solchen Falle das Bestehen eines Kampfes der Teile nicht leugnen, denn tatsächlich gehen viele Elemente zugrunde, und andre treten an ihre Stelle, aber dieser Kampf bewirkt keine qualitative Auslese, er läßt nicht allein die leistungsfähigsten Fasern am Leben und tötet nicht die minderwertigen, sondern es entscheiden in ihm nur die Situationsvorteile, und diese sind ganz unabhängig von der Qualität der Elemente. Ein solcher Kampf ist daher etwas Nebensächliches; er züchtet nicht und ist nicht die Quelle des Fortschrittes, sondern nur eine untergeordnete Begleiterscheinung. Die Zugreize sind die eigentliche Ursache der Entstehung einer neuen Struktur, und die Art ihrer Richtung bestimmt, welche Fasern zur Vermehrung angeregt und welche unterdrückt werden. Ebenso ist es, wenn sich die Balken der Knochenspongiosa nach den Richtungen des stärksten Druckes und Zuges anordnen oder wenn beim Pferdefuß (Fig. 40) die durch die Körperlast vornehmlich gereizte Mittelzehe am stärksten wächst, die meiste Nahrung an sich reißt und die Seitenzehen hierdurch unterernährt werden und verkümmern. Im nächsten Abschnitt

Digitized by Google

gehe ich näher auf die große Bedeutung ein, welches das hier angedeutete Prinzip der Ökonomie der Ernährung für die Erklärung der rudimentären Organe besitzt. Immer hängt für irgend ein Element alles von der Lage, nichts von der Qualität ab, wie wenn ein Regen auf einen ausgetrockneten Wald niedergeht, aber nur einen Teil desselben trifft. Daher ist auch der Weismannsche Ausdruck »Histonal-Selection« zu verwerfen, denn von Selection soll man nur reden, wenn gute Elemente von schlechten gesondert werden. Bei der Konkurrenz der Gewebe aber spielt sich eine katastrophale Elimination kleinster Art ab (siehe S. 161): was zufällig nicht von dem Reiz getroffen wird, geht zugrunde, mag es gut oder schlecht organisiert sein. Übrigens gibt Weismann (1904, S. 204) neuerdings zu, daß die Differenzierung der Gewebe durchweg auf Personalselection beruht.

Manche inneren Strukturen gehören in das große Gebiet der passiven Anpassungen (vgl. S. 22); sie wirken nur durch ihre Gegenwart, können aber nicht durch Gebrauch oder Übung, also durch funktionelle Reize, vervollkommnet werden, sondern nur auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl. Hierher gehören z. B. die Schichtung der Linse im menschlichen Auge (Wolff, 1898, S. 63, 64); die Apodemen (innere Fortsätze des Chitinpanzers), welche das Bauchmark der Krebse schützen; die Chitinhaken, welche die Vorder- und Hinterflügel der Insekten zusammenhalten, und die ähnlichen Bildungen, welche die sekundären Äste der Federfahnen der Vögel untereinander verbinden. Diese inneren Zweckmäßigkeiten können nicht durch das Licht oder durch nervöse Funktionen oder durch das Fliegen selbst entstanden sein. Hier bleibt nur die Annahme übrig, daß die natürliche Zuchtwahl sich zufällig entstandener Keimesvariationen bemächtigt und sie weiter gezüchtet hat. Wenn aber die natürliche Selection einen Teil solcher innerer Anpassungen schaffen konnte, weshalb konnte sie dann nicht auch alle übrigen erzeugen?

5. Endlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß das Rouxsche Prinzip basiert auf der Vererbung individuell durch Intralkampf — richtiger durch funktionelle Anpassung — erworbener Eigenschaften, daß es also für die Anhänger Weismanns von vornherein nicht annehmbar ist. Letzterer hat daher den Kampf der Teile in die Vererbungssubstanz selbst hineingelegt (Germinalselection), worauf ich weiter unten zurückkomme.

Digitized by Google

3. Panmixie oder das Aufhören bzw. das Fehlen der natürlichen Zuchtwahl und die Erklärung der rudimentären Organe.

Die Gegner der Selectionslehre könnten leicht Kapital aus dem Umstande schlagen, daß die Darwinisten über eine der wichtigsten Fragen sehr geteilter Meinung sind. Was wird aus einem Organ, von dem die natürliche Zuchtwahl ihre schützende Hand fortgezogen hat? Erhält es sich auf der einmal erreichten Höhe, oder degeneriert es bzw. wird rudimentär? Diese Frage ist zuerst von Romanes (1874, S. 44) genauer erörtert und dahin beantwortet worden, daß »cessation of selection« per se eine Quelle der Rückbildung sei. Darwin hat sich nie ausführlich über dieses Problem geäußert, sondern nur kurz angedeutet, daß ein Nachlassen in der Zuchtwahl zur Variabilität führe. So sagt er z. B. (Entstehung, S. 247): »Eine Bildung, welche durch langandauernde Zuchtwahl entwickelt worden ist, wird, wenn sie aufhört, derart von Nutzen zu sein, allgemein variabel, wie wir es bei den rudimentären Organen sehen; denn sie wird nun nicht mehr durch dieselbe Kraft der Zuchtwahl reguliert werden.« Romanes (1893, S. 502) erwähnt aber, daß Darwin seine Ansichten gelegentlich einer Konversation »fully accepted« hätte, worauf natürlich nicht allzuviel Wert zu legen ist, da es sich hierbei um einen Akt der Höflichkeit gehandelt haben kann. Weismann (1886) hat für diesen Zustand des Aufhörens oder des Fehlens der natürlichen Zuchtwahl den treffenden Ausdruck Panmixie, Allgemeinkreuzung, eingeführt, denn seine nächste Folge ist natürlich ein allseitiges Durcheinanderkreuzen von Individuen, bei denen das betreffende Organ auf jeder möglichen Ausbildungsstufe steht. Derselbe Forscher hat bis in die neueste Zeit (bis 1896) energisch den Standpunkt vertreten, daß Panmixie die Hauptquelle des Rückschrittes in der Natur sei, seitdem aber seine Ansicht wesentlich erweitert. Beide Autoren stimmen also darin überein, daß nur durch Selection ein Organ auf der Höhe der Anpassung erhalten wird, und daß Verfall und Verkleinerung eintreten müssen, sobald sie aufhört. Sie schließen: wenn die Enten, welche auf einem Hof gehalten werden, nicht mehr ihre Flügel zur Erhaltung des Lebens nötig haben, so gelangen auch diejenigen mit schlechten Flugorganen zur Fortpflanzung; es wird dadurch eine Verschlechterung des Durchschnittes bewirkt, welche von Generation zu Generation zunehmen und schließlich zum völligen Schwunde der Flügel führen muß. Die von Weismann in seinen

Digitized by Google

Schriften angeführten Beispiele waren nicht immer glücklich gewählt und haben daher mancherlei Widerspruch erfahren. Auf die Behauptung (1893, S. 9), die kleine Zehe des Menschen sei durch Panmixie verkümmert, konnte ihm Spencer (1893, S. 895) mit Recht antworten, es läge doch näher, hierin die Folge einer Verlegung des Schwerpunktes beim Gehen zu sehen. Indem die Last des Körpers hauptsächlich auf die innere Hälfte des Fußes beim Aufgeben des Baumlebens und Übergang zum Gehen auf der Erde verlegt wurde, entwickelte sich die erste Zehe am stärksten, während die nach außen folgenden successive weniger angestrengt werden und deshalb durch Nichtgebrauch verkümmerten. Ebenso erklärt sich die merkwürdige Eigenschaft der Arbeiter der Amazonenameisen, sich selbst nicht mehr ernähren zu können, daraus, daß ihre Sklaven die Gewohnheit annahmen, sie zu füttern, denn hierdurch wurden gewisse Ganglienzellen und Leitungsbahnen im Gehirn außer Tätigkeit gesetzt und verkümmerten, ebenso wie wir Menschen nur durch andauernde Übung im Besitz von Fertigkeiten (z. B. Klavierspielen) bleiben. Wer monatelang das Bett hat hüten müssen, kann häufig zuerst nicht ohne Hilfe gehen, wenngleich es nicht an Kräften hierzu fehlt. So sehr hängen selbst die einfachsten Bewegungen von beständiger Übung ab. Wenn die Facettenaugen vieler Arbeitsameisen verkümmern, so kann man hierin eine Folge specifischer Ernährung der Larven sehen, deren Geschlechtsorgane ja ebenfalls rudimentär sind und deren Flügel sogar vollständig fehlen. Ein bei Weismann mehrfach wiederkehrendes Beispiel ist der weiche Hinterleib der Paguriden. Er sieht darin einen Beweis, daß auch passive Anpassungen, bei denen funktionelle Reize (Gebrauch, Übung) ausgeschlossen sind, verkümmern können. Und doch ist es sehr gut möglich, daß die äußeren Verhältnisse hier die Reduktion des Chitinpanzers bewirkt haben, denn der Hinterleib der Bernhardkrebse zeigt, wie schon oben (S. 151) betont wurde, die Erscheinungen des Drucködems; er ist prall mit wässeriger Blutflüssigkeit gefüllt, so daß die Haut durch inneren Druck gedehnt und daher dünn ist. Weismann (1893, S. 14) sieht auch darin einen Beweis für die Rückbildung einer passiven Anpassung durch Panmixie, daß »die schützende Färbung eines Insekts« verloren gehen kann. Wir kennen viele Beispiele dafür, daß die Färbung von Wärme, Kälte, Feuchtigkeit, Nahrung und andern äußeren Faktoren abhängt, und mithin kann auch eine Schutzfärbung durch einen Wechsel der Existenzverhältnisse modifiziert werden. Die von Weismann erbrachten Beispiele erscheinen mir also nicht einwandfrei zu sein und nicht mit

Digitized by Google

Sicherheit den Schluß zu gestatten, daß Panmixie tatsächlich per se, ohne Mitwirkung andrer Umstände, eine Verkleinerung und schließlich den Schwund von Organen zu bewirken vermag.

Ehe ich die Wirkung der Panmixie näher analysiere, sei zunächst hervorgehoben, daß uns für die **Erklärung der rudimentären Organe** eine Anzahl von Prinzipien zur Verfügung steht, die auch **ohne Panmixie** vollständig ausreichen, alle Verkümmerungserscheinungen zu verstehen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Rudimentation in zweifacher Form auftreten kann, als ein langsamer, im Laufe von sehr vielen Generationen sich abspielender Prozeß oder als plötzliche Rückbildung, die sprungartig das Organ auf ein Minimum reduziert oder sogar bei manchen Individuen sofort zum völligen Schwinden bringt. Die erstere Form ist bei weitem die häufigere. Folgende Erklärungswege stehen uns hier offen.

A. Langsame Rudimentation.

1. Erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs. Dieses Prinzip läßt sich natürlich nur auf aktive Anpassungen anwenden, denn bei passiven existiert keine Inaktivitätsatrophie. Es beruht auf der nicht weiter erklärbaren Erscheinung, daß ein inaktives Organ weniger assimiliert als nötig ist, um es auf der Höhe zu erhalten. Herrschte dieses Gesetz ausnahmslos, so müßte es die rudimentären Organe langsam, aber sicher zum vollständigen Schwunde führen. Dieses kann jedoch nicht der Fall sein, wie viele mit Zähigkeit festgehaltene Rudimente (Beckenknochen der Wale, Fig. 5, S. 17) beweisen. Außerdem würden passive Anpassungen sich in diesem Falle gar nicht halten können, denn auch bei ihnen fehlt der funktionelle Reiz der Übung. Dieses Prinzip kann daher nur für den Anfang der Rückbildung aktiver Organe Geltung haben. Aber selbst in dieser Beziehung darf es nicht überschätzt werden, denn es gibt manche aktive Organe, die während des Lebens nur einige wenige Male gebraucht werden und trotzdem sich nicht rückbilden: z. B. die Flügel der Bienenkönigin und der weiblichen Ameisen, die Spinndrüsen mancher Raupen, die Geschlechtsorgane vieler Tiere. Beim Hochzeitsfluge der Bienenkönigin braucht von allen Drohnen nur eine ihren Penis ein einziges Mal, um gleich danach zu sterben. Man kann freilich einwenden, daß bei allen diesen Arten die Selection dafür sorgt, daß die betreffenden Organe leistungsfähig bleiben; aber es ist klar, daß die Selection machtlos wäre, wenn der geringe oder ganz fehlende Gebrauchsreiz regelmäßig

Digitized by Google

auf die nächste Generation im ungünstigen Sinne einwirkte. Wie wir oben (S. 244, 245) sahen, daß manche Organe nicht dem Gesetz der funktionellen Anpassung folgen und durch Gebrauch eher schlechter als besser werden, so gibt es auch viele Ausnahmen von dem Satze, daß Nichtgebrauch ein Organ verschlechtert. Das Prinzip der erblichen Wirkung des Nichtgebrauchs ist also nicht allgemein anwendbar, sondern kann nur dann herangezogen werden, wenn durch Beobachtung der rückbildende Einfluß der Inaktivität nachgewiesen ist, wie dies z. B. für Muskeln, Drüsen und Sinnesorgane geschehen ist. Es ist aber nicht möglich, die Rückbildung der Flügel der weiblichen Frostspanner (Fig. 38) direkt durch Nichtgebrauch zu erklären, da diese als starre tote Anhänge[1]) an eine bestimmte Größe gebunden sind und diese beibehalten, gleichgültig, ob sie gebraucht oder nicht gebraucht werden. Jedoch könnte indirekt der Nichtgebrauch in diesem Sinne gewirkt haben, indem er die im Thorax gelegenen Flügelmuskeln und die in den Flügel eintretenden Nerven rückbildete, was dann deren Determinanten im Keimplasma zur Rudimentation zwang und weiter korrelativ auf die übrigen Flügeldeterminanten in demselben Sinne einwirkte. Der Nichtgebrauch selbst ist als eine Folge der Größenzunahme des Ovars anzusehen, wodurch der Hinterleib so schwer wurde, daß das Tier die Anstrengung des Fliegens vermied. Eine derartige, besonders fruchtbare Rasse mußte schon aus diesem Grunde zur herrschenden werden, wobei es dahingestellt bleiben mag, ob günstigere Ernährung oder eine zufällige blastogene Variation die Ursache des Wachstums der Keimdrüse war. Ich gehe also von der Annahme aus, daß die verschiedenen Determinanten des Flügels im Keimplasma sich korrelativ beeinflussen, und daß daher alle zur Rückbildung neigen, wenn ein Teil derselben durch den Nichtgebrauch des Determinats zur Verkümmerung gezwungen wird. Ein solches

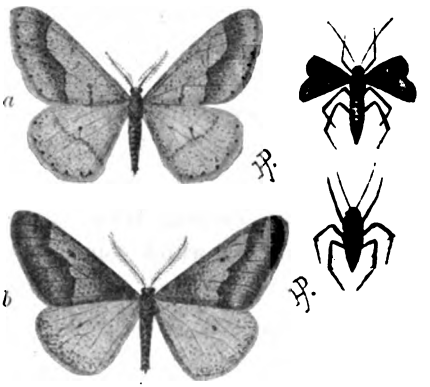


Fig. 38. Frostspanner. Die Weibchen mit verkümmerten oder fehlenden Flügeln. *a Hybernia marginaria, b Hybernia defoliaria.* Natürl. Größe. (Original.)

[1]) Ein Schmetterlingsflügel kann in seiner Hauptmasse als tot gelten, auch wenn noch einzelne lebende Zellen und Nerven in ihm vorhanden sind.

Digitized by Google

Korrelationsverhältnis zusammengehöriger Determinanten haben wir schon früher (siehe S. 148) aus der Tatsache der »simultanen korrelativen Variabilität« erschlossen.

2. Erbliche Wirkung ungünstiger äußerer (eventuell auch innerer) Verhältnisse. So wie äußere Faktoren (Nahrung, Klima usw.) ein Organ begünstigen können, so können sie auch einen schädigenden Einfluß ausüben und bei einer durch Generationen hindurch andauernden Wirkung (Orthogenesis) zur Rudimentation führen. Beispiele: Rückbildung des Pigments bei Höhlentieren durch Lichtmangel, der Bewegungsorgane und Fühler bei vielen parasitischen Krebsen, vielleicht auch Verlust des Haarkleides der Wale infolge direkter Beeinflussung der Haut durch das Wasser. Als Beispiele hemmender innerer Verhältnisse seien genannt: weicher Abdominalpanzer bei *Pagurus*, weil die Haut des prall mit Blut gefüllten Hinterleibes beständig gedehnt wird; Zwergwuchs bei Säugern nach Entfernung der Schilddrüse; Rückbildung der Lunge der Schlangen und des Genitalapparates der Vögel auf der einen Körperseite infolge von Raummangel. Zahlreiche andre passive Anpassungen können auf diesem Wege rudimentär, wie auch indifferente Bildungen zum Schwund gebracht werden.

3. Umgekehrte Selection. Wenn bei veränderten Lebensverhältnissen ein Organ schädlich wird, so erhält die Zuchtwahl solche Individuen, bei denen dasselbe möglichst klein ist. Beispiele: Flügellosigkeit bei Insekten und Vögeln, welche Inseln bewohnen, indem die guten Flieger durch den Wind auf das Meer geworfen werden und zugrunde gehen. Gleichzeitig kann ein andrer Umstand bei Vögeln denselben Effekt gehabt haben, daß nämlich bei starken Winden jene Tiere sich überhaupt nicht in die Luft erhoben, sondern am Boden blieben und so durch erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs eine Verkümmerung bewirkt wurde. Das Maulwurfsauge kann durch Sand leicht erkranken, weshalb Selection die Verkleinerung begünstigt. Das Prinzip gilt für aktive und passive Anpassungen, ist aber sehr wahrscheinlich nur von ganz untergeordneter Bedeutung, weil die rudimentären Organe sehr selten direkt schädlich wirken, wie dies ja vom Blinddarmfortsatz (Appendix vermiformis) des Menschen und seltener auch vom Weisheitszahn bekannt ist. Aber selbst wenn sie schädlich sind, wird man nicht annehmen können, daß der Schaden mit zunehmender Reduktion des Organs wächst, so daß die umgekehrte Selection zum völligen Schwunde führen könnte. Im Gegenteil, sobald die Rückbildung einen gewissen Grad erreicht hat, wird das betreffende Gebilde damit zu einem harmlosen und indifferenten Merkmal.

Digitized by Google

4. Erbliche Wirkung der Ökonomie der Ernährung. Jeder Organismus verfügt nur über ein gewisses Quantum von Bildungskraft und Nährmaterial. Sobald nun ein Organ durch anhaltenden Gebrauch oder durch andauernde äußere Reize, oder durch innere Reize irgendwelcher Art zu stärkerem Wachstum angeregt und dadurch vergrößert wird, entzieht es benachbarten Organen die nötige Nahrung und bewirkt dadurch korrelativ deren Verkleinerung. Zahllose Beispiele hierfür liefert das Skelet der Wirbeltiere, namentlich dasjenige der Extremitäten. Ich erinnere an die Hand von *Myrmecophaga jubata*, bei der zwei riesige Krallen jederseits eingefaßt werden von einer kleinen, an den Känguruhfuß, bei dem die fünfte und besonders die vierte Zehe groß, die zweite und dritte sehr klein sind (Fig. 39), an den Fuß der Frösche, welcher trotz der fünf Zehen nur die Tarsalia 1—3 aufweist, während 4 und 5 durch das außerordentliche Wachstum des Tibiale und Fibulare unterdrückt worden sind, und an den Pferdefuß (Fig. 40) mit stark entwickelter dritter Zehe, während 2 und 4 zu »Griffelbeinen« reduziert sind. Bei vielen guten Fliegern unter den Vögeln hat die Crista sterni sich so vergrößert und so viel Kalk in Anspruch genommen, daß im eigentlichen Sternum häutige Partien oder Fenster entstanden sind. Hühner mit Federbüschen und Bärten haben nur kleine Kämme und Lappen, und die Pfauentaube hat wahrscheinlich infolge der starken Entwicklung der Schwanzfedern die Bürzeldrüse verloren. In allen solchen Fällen liegt es sehr nahe, die progressive Entwicklung gewisser Teile als die Ursache der Rückbildung der benachbarten Elemente anzusehen. Ich möchte dieses Prinzip jedoch nur auf nahe beieinander liegende und daher gleichsam auf denselben Nahrungsstrom angewiesene Organe anwenden, aber nicht auf entfernte. Wenn die Ohren eines Säugers größer werden, während der Schwanz sich gleichzeitig verkleinert, so ist es sehr gewagt, beide Tatsachen in Korrelation zu stellen, denn das Plus an Nahrung, welches den ersteren zugute kommt, muß sich auf sämtliche übrige Organe

Fig. 39. Känguruhfuß, *Macropus benetti*. Nach Flower aus Gegenbaur.

Fig. 40. Vorderfußknochen des Pferdes. Nach Gegenbaur.

Digitized by Google

verteilen und für jedes einzelne zu einem kaum nachweisbaren Unterschied führen. Wenn dieses Defizit sich auf ein abgelegenes Organ beschränkt, so liegt darin der Beweis, daß hier noch weitere Ursachen[1]) im Spiele sind, denn, abgesehen von krankhaften Zuständen, finden sich im Blute immer so viele Nahrungsstoffe, daß jedes Organ zu seinem Rechte kommen kann, wenn es nur die Nahrung nicht verschmäht, und daß sogar Fett und andre Reservekörper, welche nicht direkt nötig sind, aufgespeichert werden. Kennel (1901, S. 230) meint zwar, man könne dieses Prinzip auf zwei weit voneinander liegende Organe anwenden, weil die an einer Stelle verschmähte Nahrung gleichsam herrenlos im Blute umherirre und an jeder beliebigen andern Stelle verbraucht werden könne. Diese Möglichkeit ist ohne weiteres zuzugeben, im konkreten Falle ist aber mit dieser Erklärung nichts anzufangen, denn es wird immer darauf ankommen, nachzuweisen, warum ein sich rückbildendes Organ weniger Nahrung erhält. Bei benachbarten Organen ist dieser Nachweis zu erbringen für den Fall, daß das nebenliegende und intensiv gereizte Organ fast alle Nahrung an sich reißt, bei entfernten nicht. Daher befriedigt dieses Prinzip nur für erstere. Aus diesem Grunde stehe ich der Annahme, daß die Flügel der weiblichen Frostspanner sich rückgebildet haben, weil die Ovarien einen Überschuß an Nahrung beanspruchen, etwas skeptisch gegenüber und halte die obige (siehe S. 257) Erklärung für richtiger. Hutton (1899, S. 158) verwirft das Prinzip der Nahrungsökonomie für alle Fälle, aber seine Gründe sind wenig einleuchtend. Wenn er z. B. sagt, bei ungewöhnlichem Wachstum (Erneuerung eines Gliedes oder eines Schwanzes) sollte man nach diesem Prinzip die Rückbildung eines andern Organs erwarten, so ist hierauf zu antworten, daß schon ein periodisches Stillstehen oder eine Verlangsamung des Wachstums andrer Organe für eine »Ökonomie der Ernährung« sprechen würde. Wenn er ferner betont, daß bei Eingeweidewürmern manche Organe degenerieren, trotzdem sie ihr lebelang von Nahrung umgeben sind, so beweist dies nur, daß auch andre Faktoren eine Rückbildung hervorrufen können.

Das Prinzip der Ökonomie der Ernährung gilt für aktive und passive Anpassungen und natürlich auch für indifferente Merkmale. Hierher gehört auch der folgende eigentümliche Fall, den man leicht fälschlich auf Panmixie zurückführen könnte. Wenn ein Mollusk

[1]) Wenn z. B. Tornier (S. B. Ges. nat. Freunde, Berlin, 1904, Nr. 7) beobachtete, daß doppelschwänzige *Axolotl* sehr verkümmerte Geschlechtsorgane besaßen, so sehe ich hierin nur den hemmenden Einfluß der Operation auf die bekanntlich sehr empfindlichen Genitalia, aber nicht einen Beweis dafür, daß der zweite Schwanz jenen Organen die Nahrung entzog.

Digitized by Google

seine Schale, also ein totes Gebilde, im Laufe der Stammesgeschichte rückbildet, so geschieht dies in der Regel mit Hilfe von Mantellappen, welche sich über die Schale hinüberlegen und sie mehr oder weniger zu einer inneren machen. Hierdurch scheint so viel Kraft absorbiert zu werden, daß korrelativ eine Verkleinerung der Schale erfolgt, indem weniger Kalk zur Ausscheidung gelangt.

— — — —

Erlöschen der Vererbungskraft rudimentärer Organe. Von den hier geschilderten vier Erklärungsprinzipien der langsamen Rückbildung ist die umgekehrte Selection so selten, daß sie für allgemeine Erörterungen nicht weiter in Betracht kommt. Nichtgebrauch, wachstumshemmende äußere oder innere Faktoren und Unterernährung sind also die drei Mittel, welche zunächst im Individuum die Rückbildung eines Organs veranlassen, dabei aber zugleich den Vererbungsmechanismus desselben und damit die Phylogenie der Art beeinflussen. Daß die Rudimentation ein phyletischer Prozeß ist, ist an sich klar, da sie sich über unzählige Generationen erstreckt; es wird aber auch bewiesen durch das eigenartige ontogenetische Verhalten rudimentärer Organe. Hierüber haben die schönen Untersuchungen des so früh verstorbenen Mehnert (1897, 1898) wertvolle Aufschlüsse gebracht, welcher zeigte, daß zwei Vorgänge in der Entwicklung der rudimentären Organe nebeneinander sich abspielen, die Abbreviation und die Retardation. Die Abbreviation besteht in einer Abkürzung und Vereinfachung der Organogenese. Sie zeigt sich erstens in frühzeitigem Aufhören des Wachstums, wodurch das rudimentäre Organ sehr klein und gleichsam auf einer kindlichen Stufe stehen bleibt (Afterklauen an den Füßen der Wiederkäuer, *Apteryx*-Flügel (Fig. 41—43); zweitens darin, daß das Organ

Fig. 41. *Apteryx australis*, Kiwi. Flügel von der Innenseite gesehen, mit winzigen Schwungfedern, aber sehr deutlicher Kralle. Natürl. Größe. (Original.)

Digitized by Google

auf einer früheren histologischen bzw. embryologischen Stufe verharrt (ursprünglich knöcherne Skeletteile erreichen nur das Knorpelstadium, das Auge von *Proteus* steht auf der Stufe des sekundären Augen-

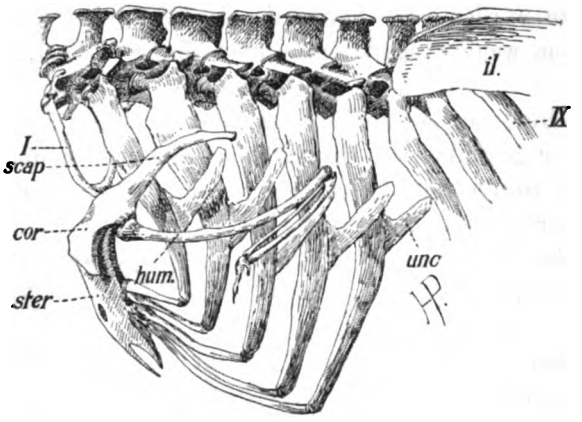


Fig. 42. *Apteryx australis*, Kiwi. Brustkorb und Flügelskelett. *il* Darmbein; *I* erste, *IX* neunte Rippe; *scap* Schulterblatt; *cor* Coracoid; *ster* Brustbein; *hum* Oberarm; *unc* Hakenfortsatz. $^2/_3$ natürl. Größe. (Original.)

bechers); drittens in einer Involution, d. h. einer Rückbildung am Schlusse der Ontogenie (Rückbildung der Thymus des Menschen während der Jugendzeit, die Linse wird im Auge von *Proteus* angelegt, aber später wieder resorbiert). Die Retardation gibt sich kund in spätem Auftreten der ersten Anlage des Organs (Weisheitszahn) und in einer Verlangsamung der histologischen Differenzierung und überhaupt des ganzen Wachstums. Die Rudimentation, die Verkleinerung der Organe eventuell bis zum völligen Schwund, ist ein phylogenetischer Prozeß, der wie alle phyletischen Veränderungen durch den Ver-

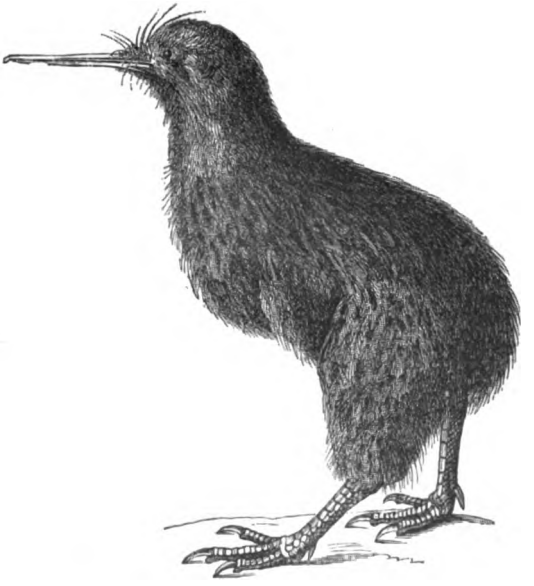


Fig. 43. *Apteryx australis*, Shaw. Kiwi. $^1/_6$ natürl. Größe.

Digitized by Google

erbungsmechanismus bedingt wird. Die oben genannten drei Prinzipien: Nichtgebrauch, äußere (innere) schädigende Faktoren und Ökonomie der Ernährung bewirken den Rückschritt in den einzelnen Individuen; damit ihr Effekt sich aber im Laufe der Generationen summieren kann, müssen wir ihnen die Fähigkeit zuschreiben, das Keimplasma derart zu beeinflussen, daß die Ontogenie vereinfacht oder verlangsamt wird. In den meisten Fällen scheint dieser Einfluß in jeder Generation ein äußerst geringer zu sein, denn sonst würden die Rudimente von Organen nicht in so großer Zahl und mit solcher Zähigkeit angelegt werden. Die Veränderungen, welche jene Prinzipien am Vererbungsmechanismus hervorrufen, äußern sich also in einer Vereinfachung und Verlangsamung der Ontogenie der rudimentären Organe, weshalb ich sie als »Erlöschen der Vererbungskraft« zusammenfasse. Unter Erlöschen der Vererbungskraft verstehe ich demnach kein besonderes Prinzip, welches durch sich selbst die Verkümmerung von Organen bewirkt, sondern es ist nur die allgemeine Formel, in die sich die Wirkung der Hauptursachen der individuellen Rudimentation (Nichtgebrauch, ungünstige äußere bzw. innere Einflüsse, Nahrungsökonomie) auf die Vererbung und damit auf die phyletische Rudimentation zusammenfassen läßt. Wenn Romanes (1895, S. 337) von einer aus inneren Gründen stets abnehmenden Vererbungsmacht spricht, so scheint mir dies eine zurzeit ganz willkürliche Annahme zu sein. Wenn das Gesagte richtig ist, so muß daraus zu erschließen sein, warum einzelne Organe rasch verschwinden, während andre als Rudimente festgehalten werden und anscheinend nicht unter eine gewisse Minimalgröße hinabsinken. Im ersteren Falle werden jene Prinzipien, einzeln oder mehrere, andauernd in den Generationen bis zum vollständigen Schwunde gewirkt haben, im letzteren drückten sie das betreffende Organ auf eine gewisse Stufe hinab, aber dann entzog es sich ihrer weiteren Beeinflussung. Wenn ein Prosobranchier sich an das Landleben anpaßt, so verschwindet, wie die Heliciniden, Cyclophoriden und Pulmonaten beweisen, das Osphradium (Geruchsorgan der Mantelhöhle) fast ausnahmslos vollständig, weil sich in der Mantelhöhle die Lunge entwickelt und alle für diese Region verfügbare Kraft beansprucht. Wenn viele Laufvögel die Hinterzehe vollständig verloren haben, weil nur die vorderen den Boden berührten, so werden zuerst Nichtgebrauch und später Ökonomie der Ernährung andauernd eingewirkt haben. Bei den Beckenknochen der Wale aber liegt die Sache anders. Nichtgebrauch kann ein aktives Organ nur eine gewisse Stufe hinabdrücken, weil dasselbe dann den Charakter eines passiven

Digitized by Google

Organs annimmt. Dieses Stadium ist bei den Walen erreicht worden, und die andern Prinzipien kommen nicht zur Geltung: der Nahrungsüberschuß, das Fehlen eines benachbarten, in progressiver Entwicklung befindlichen Organs und der Mangel schädigender äußerer Faktoren bedingen gegenwärtig einen Stillstand in der Rudimentation.

B. Plötzliche Unterdrückung oder Rudimentation eines Charakters.

Bei Besprechung der Bedeutung, welche die diskontinuierlichen Abänderungen für die Abstammungslehre haben, habe ich (S. 118) auf die regressiven Variationen mit plötzlichem sprungartigen Ausfall einer Eigenschaft aufmerksam gemacht und eine Anzahl Beispiele genannt (Albinismus, hornlose Rinder und Schafe, schwanzlose Katzen und Hunde usw.). Dieser plötzliche Verlust eines Merkmales hat mit der langsamen Rudimentation offenbar nichts gemein; er muß auf einer plötzlichen Veränderung des Keimplasmas, auf einer blastogenen Variation beruhen, wodurch die Anlage oder die Determinante jenes Merkmales unterdrückt wird, denn solche Sprungvariationen pflegen bei Kreuzung unter sich den Ausfall der Eigenschaft getreu zu vererben. Anderseits bewirken Nichtgebrauch, ungünstige Faktoren der Außenwelt und Unterernährung infolge der Nachbarschaft eines stark wachsenden Organs, also die Ursachen der langsamen Rückbildung, zunächst somative Veränderungen, die aber später auf das Keimplasma übertragen werden. Trotz ihrer inneren Wesensverschiedenheit sind beide Prozesse nicht immer scharf zu trennen, weil nämlich die plötzlich unterdrückte Anlage sehr häufig in einer späteren Generation wieder zum Vorschein kommt und ein rudimentäres Organ hervorruft. In einer Herde von hornlosen Rindern oder Schafen pflegen immer einzelne Tiere rudimentäre Hörner zu besitzen, auch wenn sie rein unter sich gekreuzt werden. Solche Atavismen beweisen, daß beim Ausfall eines Organs die betreffende Determinante nicht völlig aus dem Keimplasma verschwindet, sondern daß sie nur »latent« wird. Zuweilen beseitigt die Sprungvariation das Organ nicht vollständig, sondern läßt noch ein Rudiment bestehen, z. B. wenn eine stummelschwänzige Katze (vgl. Kennel [1901]) oder ein ebensolcher Hund von normalen Eltern geworfen wird. Über die Ursachen solcher sprungartiger Veränderungen des Keimplasmas sind wir völlig im unklaren, und dadurch, daß man sie als »Mutationen« bezeichnet, kommen wir dem Verständnis nicht näher. Schon Darwin kannte den doppelten Weg, der langsamen und der plötzlichen Rückbildung und wußte auch, daß der letztere Modus ein

Digitized by Google

verhältnismäßig seltener Ausnahmefall ist. So schreibt er z. B. (Var. II, S. 474): »Bei domestizierten Erzeugnissen werden Organe zuweilen durch Fehlschlagen rudimentär; wir haben aber keinen Grund, zu vermuten, daß dies je nach bloßem Nichtgebrauch erfolgt. Bei natürlichen Arten aber scheinen im Gegenteil Organe durch Nichtgebrauch rudimentär gemacht worden zu sein in Verbindung mit dem Prinzip der Ökonomie des Wachstums und nach dem hypothetischen im letzten Kapitel erörterten Prinzip, nämlich nach der endlichen Zerstörung der Keime oder Keimchen[1]) solcher nutzlosen Teile.«

Wir haben gesehen, daß uns zum Verständnis der in der Natur so ungemein weit verbreiteten Rückbildungserscheinungen eine Anzahl von Erklärungsprinzipien zu Gebote stehen, nämlich

1. Nichtgebrauch, 2. ungünstige äußere oder innere Faktoren, 3. Ökonomie der Ernährung und 4. umgekehrte Selection für die bei den Organismen überwiegende langsame Rudimentation und 5. plötzliche Unterdrückung einer Anlage im Keimplasma für den seltneren Fall der sprungartigen Rudimentation.

Niemand wird leugnen, daß diese Erklärungswege noch recht unvollkommen sind und noch sehr der Vertiefung im einzelnen bedürfen. Sie unterscheiden sich insofern voneinander, als die ersten drei von der Möglichkeit einer Vererbung somatogener Eigenschaften ausgehen, während die beiden letzten mit blastogenen Variationen rechnen, sich aber nur auf Ausnahmefälle beziehen. Daher haben Weismann und seine Anhänger versucht, die Panmixie als allgemeines Erklärungsprinzip der organischen Rückbildung hinzustellen.

Zur Beurteilung der Frage, ob **Panmixie zu einer Rückbildung von Organen führen kann,** muß man eine doppelte Art der Verkümmerung unterscheiden. Es gibt eine physiologische Rückbildung, welche sich nur in verringerter Leistungsfähigkeit, in Entartung, Verschlechterung äußert, aber nicht mit einer Größenabnahme verbunden ist; und eine morphologische Rückbildung, d. h. eine Verkleinerung des Organs, welche fast ausnahmslos mit einer Abnahme der Tüchtigkeit Hand in Hand geht. Beide Gegensätze sollen im folgenden als Degeneration und Rudimentation bezeichnet werden,

---

[1]) Darwin verweist hier auf seine Pangenesistheorie, nach der jedes Organ bestimmte Keime an die Geschlechtszellen abgibt zur Vererbung der erworbenen Veränderungen.

Digitized by Google

erstere ist der engere, letztere der weitere Begriff. Diese Unterschiede sind, sehr zum Schaden der Diskussion, nicht immer gemacht worden. Delage (1895, S. 388 ff.) spricht z. B. nur von physiologischer Rückbildung, andre Autoren denken nur an die morphologische.

A. Panmixie bewirkt Degeneration.

Alle Autoren sind darüber einig, daß das Aufhören der Selection eine Herabsetzung der Leistungen eines Organs, also eine physiologische Rückbildung zur Folge haben muß. Denn 1. wird dadurch einer allseitigen Variabilität aller Gewebe und Teile eines Organs Vorschub geleistet, welche eine Disharmonie in dem Zusammenwirken der Komponenten veranlaßt. Diese muß um so rascher eintreten, je komplizierter das betreffende Organ ist (Romanes 1893, S. 502); 2. sind bei einem nur etwas komplizierten Organ die Chancen für eine Verschlechterung der Leistungsfähigkeit viel größer als für eine Verbesserung, denn jene kann auf sehr vielen, diese nur auf sehr wenigen Wegen erzielt werden. Wenn also neue Variationen auftreten, welche von der Selection nicht kontrolliert werden, so müssen sie aller Wahrscheinlichkeit nach im ungünstigen Sinne wirken. Beispiele sind namentlich bei Kulturvölkern häufig, bei denen der Kampf ums Dasein nur zu oft nicht auf körperlicher Tüchtigkeit, sondern auf geistigen Fähigkeiten und sozialen Machtmitteln beruht. So erklärt sich die Verschlechterung der Zähne, die außerordentliche Variabilität der Sehschärfe, die Verbreitung der Glatze unter den Männern, und die Rückbildung der Brustdrüsen und Brustwarzen bei den Frauen höherer Stände, obwohl in diesen Fällen selbstverständlich Panmixie nicht die Ursache des Auftretens der schädlichen Variationen ist, sondern nur deren Erhaltung und Verbreitung begünstigt.

Der Grad der Entartung, welcher bei einem Organ auf diese Weise durch Panmixie erreicht werden kann, soll nach Delage (1895, S. 389 ff.) im Maximum gleich $^1/_2$ des ursprünglichen normalen Zustandes sein. Er beweist dies so: Gesetzt die Sehschärfe des Auges sei bei einem Tier normalerweise = 10, und mit 0 werde der niedrigste Grad, Blindheit, bezeichnet, so würde durch allseitige Kreuzung der Durchschnitt auf 5 herabgesetzt werden, wenn alle Grade bei ungefähr gleich viel Individuen aufträten. Da aber die Majorität eher normalsichtig als ganz oder annähernd blind sein wird, so wird dadurch der Durchschnitt auf über 5 verschoben und sinkt nur im ungünstigsten Falle auf 5, also auf die Hälfte des ursprünglichen Wertes. — Diese Argumentation scheint mir nicht richtig zu sein. Wenn ein zusammengesetztes Organ, etwa ein Auge,

Digitized by Google

in seinen Teilen variabel wird, so hängt es ganz davon ab, ob wesentliche oder unwesentliche Elemente variieren. Jede Variation hat mehr Aussicht zur Verschlechterung zu führen, als zur Besserung. Zeigt sich nun z. B. bei der Mehrzahl der Individuen eine Variabilität an der Retina oder an der Linse, so kann die Sehschärfe sofort unter 5 fallen, bemächtigt sie sich hingegen eines weniger wichtigen Bestandteiles, etwa eines Augenmuskels oder der Sclera, so wird die Sehschärfe wenig alteriert werden trotz aller Panmixie. Da nun nicht zu entscheiden ist, nach welcher Seite die Variabilität sich vornehmlich neigt, so ist die ganze Erörterung im Grunde genommen wertlos.

B. Es ist unwahrscheinlich und jedenfalls zurzeit nicht erwiesen, daß Panmixie stets zur Rudimentation führt.

Über den morphologischen Einfluß der Panmixie gehen die Ansichten sehr weit auseinander. Weismann hat ihr ursprünglich eine sehr große Bedeutung zugeschrieben. Sie sollte imstande sein, ein Organ bis auf einen ganz kleinen Rest rückzubilden, also um etwa 90 % zu verkleinern. Dieser letzte Rest sollte dann eventuell durch umgekehrte Selection beseitigt werden, worauf ihm Romanes mit Recht vorhielt, daß letzteres Prinzip doch höchstens am Anfange wirksam sein könne. Im Jahre 1896 beurteilt Weismann die Panmixie sehr viel minderwertiger, nämlich nur als ein zur physiologischen Entartung führendes Prinzip, indem er schreibt (S. 53): »Wohl würde sich allein schon aus dem Aufhören der Kontrolle über das Organ dessen Degenerieren verstehen lassen, d. i. sein Schlechterwerden, Disharmonie seiner Teile, nicht aber das, was doch tatsächlich überall eintritt, wo ein Organ nutzlos geworden ist, seine ganz allmähliche und stetige, durch Jahrtausende sich fortsetzende Verkleinerung bis zum völligen Verschwinden.« Weismann glaubte, als er dies schrieb, in der Germinalselection die eigentliche Ursache der Rudimentation erkannt zu haben, worauf ich im nächsten Abschnitt eingehe.

Romanes (1895) läßt durch Panmixie die ersten 10—20 % der Größe eines Organs verschwinden. Mehr vermag dieses Prinzip nach ihm nicht zu leisten, weil die Macht der Vererbung entgegenwirkt. Die weitere Verkleinerung bis auf etwa 5 % der ursprünglichen Größe soll durch umgekehrte Selection erfolgen, endlich das völlige Verschwinden durch Erlöschen der Vererbungskraft aus inneren Gründen.

Platt Ball (1893, S. 340) und Emery (1890) gestehen der Panmixie eine geringfügige Verkleinerungskraft zu, ohne aber vorsichtigerweise den Grad anzugeben.

Digitized by Google

Ray Lankester (1890) und Lloyd Morgan (1890, S. 172) sagen: bei Panmixie bleibt der Geburtsdurchschnitt erhalten, und dieser liegt tiefer als der Selectionsdurchschnitt. Tritt z. B. ein Organ bei den Individuen einer Generation in neun verschiedenen Größen auf und wird das größte mit 1, das kleinste mit 9 bezeichnet, so merzt der Kampf ums Dasein etwa die Größen 9—4 aus, und der Selectionsdurchschnitt ist = 2. Bleiben aber alle Tiere am Leben, so resultiert durch Panmixie der Geburtsdurchschnitt = 5. — Dies ist ohne Zweifel richtig; aber wenn man vom Aufhören der Selection spricht, sollte man eigentlich den Selectionsdurchschnitt ganz beiseite lassen. Es liegt hierin schon die Ansicht, welche ich mit Spencer, Wolff, Ammon, Haacke, Eimer und Kassowitz für die allein richtige halte: Panmixie allein ist nicht imstande ein Organ zu verkleinern, sie führt als Regel nur zu Stillstand in der Größe, weil die Untersuchungen über Größenvariabilität lehren, daß **Plus- und Minusvariationen im allgemeinen gleich häufig sind und daher bei Allgemeinkreuzung sich aufheben.** Für diese Anschauung spricht namentlich, daß zahllose indifferente Merkmale, die aber von großer systematischer Bedeutung sein können, sich konstant erhalten, obwohl die Zuchtwahl sie nicht beeinflußt und sie daher einer kontinuierlichen Panmixie ausgesetzt sind. Die Fühler mancher Insekten bestehen z. B. aus einer großen Anzahl von Gliedern, oder ihre Flügel weisen eine bestimmte Zahl und Anordnung von Adern auf. Diese Verhältnisse pflegen für jede Art konstant zu sein bzw. um eine Durchschnittszahl ein wenig nach oben und nach unten zu variieren. Man kann nicht annehmen, daß die betreffende Zahl von Fühlergliedern oder Adern[1]) durch die Selection fixiert wird. Sie stellt zweifellos ein indifferentes Merkmal dar, das ruhig sich etwas vergrößern oder verkleinern könnte, ohne die Leistungsfähigkeit der Organe zu beeinträchtigen. Trotz der Panmixie erhält sich aber jene Durchschnittszahl und ändert sich erst, wenn die Lebensbedingungen der Art sich ändern. Das Hymen des Weibes ist sicherlich ein indifferentes Organ, welches nur dazu bestimmt ist, später zerstört zu werden, und es unterliegt auch nicht der geschlechtlichen Zuchtwahl von seiten des Mannes. Panmixie hat aber nicht vermocht, dasselbe rückzubilden. Solche indifferente Charaktere existieren in Menge, ohne daß man annehmen kann, daß sie alle in Korrelation mit Anpassungen stehen und durch diese gehalten werden. Es bleibt also nur der Schluß übrig, daß im allgemeinen Plus- und Minusvaria-

[1]) Vgl. die S. 79 erwähnten Untersuchungen von Kellogg und Bell.

Digitized by Google

tionen gleich häufig auftreten und Panmixie machtlos ist. Sie kann nur solche Organe verkleinern, deren Variabilität infolge irgendwelcher Faktoren nach der negativen Seite größer ausfällt als nach der positiven. Derartige Fälle sind natürlich gar nicht selten, und die Panmixie verleiht dann diesen negativen Faktoren eine erhöhte Wirksamkeit. Hilzheimer (Variationen des Canidengebisses. Z. f. Morph. u. Anthrop. 9, 1905, S. 1—40) fand unter 400 Hundeschädeln 72 mit Unterzahl und 33 mit Überzahl der Zähne; die Minusvariationen sind also beim Haushunde mehr als doppelt so häufig wie die Plusvariationen, wahrscheinlich weil, wie beim Menschen, die weichere Kost einen geringeren Reiz auf Kiefer und Zähne ausübt und eine Reduktion bewirkt. In solchen Fällen ist aber nicht die Panmixie die Ursache der Rückbildung, sondern diese erfolgt durch die veränderte Lebensweise, und die Panmixie spielt bloß eine sekundäre Rolle. Alle Variationen beruhen direkt oder indirekt auf den Schwankungen der äußeren Faktoren, und da diese um einen Durchschnittswert oscillieren, so müssen im allgemeinen die organischen Abänderungen sich ebenso verhalten, solange die Art ihr Wohngebiet und ihre Lebensweise nicht ändert.

In den »Vorträgen über Descendenzlehre« ist Weismann (1902, II, S. 136) wieder in seinen früheren Irrtum, den er 1896 glücklich überwunden hatte, zurückgefallen, daß nämlich Panmixie zur Rückbildung führen müsse, weil ein Überwiegen der Minusvariationen anzunehmen sei auf Grund der folgenden Erwägungen. Er meint, die aufsteigenden Varianten des nutzlosen Organs seien nachteilig. »Vielleicht wirkt eine Vergrößerung des nutzlos gewordenen Organs selbst noch nicht nachteilig, wohl aber die seiner Determinante, denn die Nahrung, welche eine aufsteigende Determinante mehr braucht als vorher, entzieht sie ihrer Umgebung, also den sie unmittelbar umgebenden Determinanten; diese aber sind solche von funktionierenden, somit unentbehrlichen Teilen. Individuen also, in deren Keimplasma die Determinante des nutzlosen Organs aufsteigt, und dadurch die Determinanten noch tätiger Organe herabdrückt, unterliegen der Personalselection und werden ausgemerzt. Es bleiben also bloß solche mit absteigenden Determinanten übrig, mit andern Worten: die Aussicht auf Schwächungsvarianten der nutzlosen Determinante überwiegt bei weitem die auf Stärkungsvarianten.« Diese Sätze enthalten einen Fehlschluß, denn die Determinante eines nutzlosen Organs kann wie alle andern indifferenten Charaktere ein wenig nach oben und nach unten variieren, ohne ihre Nachbardeterminanten zu beeinflussen. Vergrößert sie sich nun

Digitized by Google

erheblich und führt dadurch zur Benachteiligung einer nützlichen Determinante, so wird die Selection eingreifen und sie wieder auf die ursprüngliche Größe zurückschrauben; damit aber hört ihre Tätigkeit auf, und das nutzlose Organ variiert nun wieder wie früher um seinen Nullpunkt ein wenig nach oben und nach unten, d. h. seine Größe bleibt im Durchschnitt konstant.

Emery, Romanes und Reid suchen ein Überwiegen der Minusvariationen wahrscheinlich zu machen, indem sie jedem Organismus eine gewisse Tendenz zum Rückschlag (Atavismus) zuschreiben; hiergegen hat Wolff (1898, S. 50) mit Recht hervorgehoben, daß der Atavismus ein zu dunkler Faktor sei, um viel Gewicht zu beanspruchen, und daß bei einmal begonnener Rückbildung er ja zunächst zu einer Verbesserung führen müßte. Meines Erachtens sind zweifellose Atavismen[1]) so selten und treten immer so vereinzelt auf, daß sie nicht von Belang sind. Weiter hat Romanes behauptet, Mängel in der Stärke und Genauigkeit der Vererbung, »failures in the force or in the precision of heredity« bewirkten ein numerisches Übergewicht der Minusvariationen. Mängel in der Stärke, d. h. ein Stehenbleiben auf früheren Stufen, würden sich mit Rückschlag, Mängel in der Genauigkeit mit Variabilität decken. Ersteren Punkt haben wir soeben erledigt, und bei dem letzteren bliebe noch zu erweisen, daß sie nach der einen Seite intensiver ist als nach der andern.

Endlich hat Emery (1890, S. 743) auf die Konkurrenz hingewiesen, welche die durch die neuen Existenzverhältnisse begünstigten Organe den außerhalb der Selection stehenden bereiten. Dies ist im Grunde genommen das Prinzip der Ökonomie der Ernährung, welches wir oben als direkte Ursache der Rückbildung schon anerkannt haben, es hat aber nichts mit Panmixie als solcher zu tun.

Das Ergebnis unsrer Untersuchung ist demnach, daß Panmixie per se nur zu erhöhter Variabilität und damit zur Degeneration, aber nicht zur Verkleinerung und zum schließlichen Verschwinden führt. Die rudimentären Organe sind daher zu erklären durch erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs, durch erbliche Wirkung ungünstiger äußerer, eventuell auch innerer Faktoren, durch erbliche

[1]) Ich verstehe darunter Rückschläge von Arten oder Varietäten, die im allgemeinen konstant und die nicht Bastarde sind. Atavismen sind nach Kreuzungen bekanntlich nicht selten.

Digitized by Google

Wirkung der Ökonomie der Ernährung und in einigen wenigen Fällen durch umgekehrte Selection oder durch plötzliche Latenz einer Keimplasmaanlage aus unbekannten Gründen. Die ersten drei Prinzipien sind allein denkbar, wenn individuell erworbene Eigenschaften erblich sind, während das vierte und fünfte nur eine ganz untergeordnete Bedeutung besitzen. Die rudimentären Organe sind demnach nicht nur eine der glänzendsten Stützen der Descendenzlehre, sondern sie haben gegenwärtig eine besondere theoretische Bedeutung, weil sie die Unhaltbarkeit der Weismannschen Vererbungslehre dartun[1]).

[1]) Ziegler (1905, S. 3) bestreitet die Richtigkeit dieses Schlusses und behauptet, um den Weismannschen Standpunkt zu retten: »Eine Korrelation oder ökonomische Wechselwirkung der Organe besteht ja nicht allein in physiologischer und ontogenetischer Hinsicht, sondern auch in phylogenetischer Beziehung. Es gibt auch in der Stammesgeschichte einen ‚Kampf der Teile im Organismus'. Z. B. haben die Schlangen die Beine nicht deswegen verloren, weil sie sie nicht gebrauchten, sondern weil die phylogenetische Entwicklung in der Richtung nach einer ausnahmsweise großen Rumpf- und Schwanzmuskulatur fortschritt.« Bekanntlich ist für die Schlangen nicht nur diese Muskulatur und das Fehlen der Beine, des Schulter- und Beckengürtels charakteristisch, sondern sie besitzen noch viele andre Merkmale: Die Wirbel und die Rippen sind außerordentlich beweglich; die Spitze der Rippen verbindet sich mit der Bauchhaut, deren Schuppen zu breiten Schienen geworden sind, wobei die Hinterkante gegen den Boden angedrückt wird, u. a. m. Ziegler muß nun annehmen, daß alle diese Teile sich zufällig als Keimplasmavariationen im Laufe der Phylogenie so veränderten, daß das Tier zu einer ganz andern Bewegungsweise gezwungen wurde, wie etwa ein Kalb, welches zufällig mit drei Beinen zur Welt kommt, sich auch mit diesen fortzubewegen lernt. Bedenkt man, welche Unmengen von Veränderungen im Laufe der Generationen gleichzeitig und in innerer Harmonie eingetreten sein müssen, um aus einer Eidechse eine Schlange zu machen, so sieht man ein, daß hier permanente Anforderungen an den Zufall gestellt werden, welche aller Wahrscheinlichkeit spotten. Dazu kommt, daß die Selection diese Entwicklung eigentlich verhindern mußte, weil die Eidechsen sich auf jedem Terrain viel gewandter bewegen als die Schlangen. Endlich ist mit der Annahme solcher zufälliger Keimesvariationen eine Erklärung überhaupt nicht gegeben, sondern es ist nur die Tatsache umschrieben, daß aus Eidechsen Schlangen wurden. Viel einleuchtender ist der Lamarcksche Standpunkt. Bei vielen Eidechsen ist der Rumpf so lang und die Beine sind so niedrig, daß der Bauch den Boden berührt. Steigerte sich dieses Mißverhältnis, so mußten die Seitenmuskeln des Rumpfes und die Rippen beständig gereizt und zu Bewegungen veranlaßt werden. Dadurch wurde den Extremitäten und ihren Skeletgürteln die nötige Nahrung entzogen und sie verkümmerten, wobei die erblichen Wirkungen des Nichtgebrauches den Vorgang beschleunigten. Im Kapitel IV, Abschnitt Vererbung (A, III; A, 2, b) komme ich noch auf eine andre Seite dieses Einwandes zurück.

Digitized by Google

4. Weismanns Hypothese der Germinalselection.

Weismann hat 1895 in seiner Schrift »Neue Gedanken zur Vererbungsfrage« eine Hypothese aufgestellt, die er in demselben Jahr auf dem Internationalen Zoologenkongreß in Leyden (publiziert 1896) unter der Bezeichnung »Über Germinalselection« weiter ausgebaut hat. Ihr Zweck ist die Rehabilitierung des Selectionsprinzips. Sie soll alle Einwände und Bedenken, welche gegen die Selectionslehre erhoben werden können, beseitigen und der Zauberstab sein, welcher alle Schwierigkeiten aus dem Wege räumt. Ihre Kraft soll sich nach vier Richtungen hin bewähren. Sie soll erstens erklären, wie durch Panmixie nicht allein Degeneration, sondern auch Rudimentation eintritt; zweitens warum die jeweilig für die Vervollkommnung einer Anpassung nötigen Variationen immer da sind; drittens, wodurch Coaptation zustande kommt; viertens, warum sich Variationen orthogenetisch nach einer bestimmten Richtung weiter entwickeln können, ohne daß Personalselection von Stufe zu Stufe einzugreifen braucht. In der Buchausgabe seines Vortrages nennt Weismann die Germinalselection direkt »eine Quelle bestimmt gerichteter Variation«. In den kürzlich erschienenen »Vorträgen über Descendenzlehre« (1902, II; 25., 26. Vortrag) hat er die Wirkungssphäre der Germinalselection noch weiter ausgedehnt und aus ihr eine Erklärung der Mißbildungen, der exzessiven Organe, der sprungweise auftretenden Spielvariationen, der plötzlich erscheinenden Sexualcharaktere, der specifischen Talente und noch von anderm mehr abgeleitet. Sie ist jetzt nach dem Ausbau der Determinantenlehre der Kernpunkt aller seiner Spekulationen geworden und stellt den Schlußstein in dem kühnen Gebäude seiner Hypothesen dar. Daß er selbst diese Anschauung vertritt, geht aus dem Satze hervor, mit welchem er in dem »Goldenen Buche des deutschen Volkes«, das zur Jahrhundertwende erschien, sein Bildnis geschmückt hat: »Wenn auch das Prinzip der Selection in einfachster Weise das Rätsel der Zweckmäßigkeit alles Entstehenden zu lösen schien, so zeigte sich doch im Verlaufe der weiteren Durcharbeitung des Problems immer deutlicher, daß man mit ihm, in seiner ursprünglichen Beschränkung wenigstens, nicht ausreicht.«

Im Prinzip deckt sich die Theorie mit dem »Kampf der Molekel« von Roux, nur daß sich bei Weismann dieser Kampf nicht in allen Zellen, sondern in dem Keimplasma der Keimzellen zwischen den verschiedenen »Determinanten« abspielt. Mancher Einwand,

Digitized by Google

den ich oben gegen Roux gemacht habe, ist daher auch hier am Platze. Nach der Determinantentheorie »ist jeder selbständig und erblich variable Teil im Keim durch eine ‚Determinante', d. h. eine ihn bestimmende Gruppe von Lebenseinheiten vertreten, deren Größe und Assimilationskraft der Größe und Stärke des betreffenden Teiles entspricht. Diese Determinanten vermehren sich, wie alle Lebenseinheiten, durch Wachstum und Teilung, und sie müssen sich in jedem Individuum stark vermehren, um so stärker, je zahlreichere Keimzellen dasselbe hervorbringt« (1896, S. 51), denn jede Keimzelle erhält von jeder Determinantenart ein Exemplar. Hierbei findet nun ein Kampf der Determinanten um die Nahrung statt. Die kräftigsten ziehen am meisten Nahrung an und liefern deshalb die größten Organe, wobei die schwächeren Determinanten immer mehr benachteiligt werden und schließlich zugrunde gehen, was natürlich eine entsprechende Rückbildung und endlich Schwund der zugehörigen Organe zur Folge hat. Die Organe der kräftigsten und freßgierigsten Determinanten müssen demnach von Generation zu Generation größer, diejenigen der schwächeren Determinanten entsprechend kleiner werden. Die Personalselection der natürlichen Zuchtwahl braucht deshalb nicht beständig einzutreten; es genügt, wenn sie diesen Prozeß nach einer bestimmten Richtung in Gang gebracht hat. »Denn sobald Personalselection die stärkeren Variationen einer Determinante begünstigt, diese also nach und nach im Keimplasma der Art vorherrschen, so müssen dieselben auch dazu neigen, noch stärker nach der Plusseite zu variieren, nicht bloß deshalb, weil der Nullpunkt weiter nach aufwärts gerückt ist (nämlich durch die Elimination der minderwertigen Variationen im Kampf ums Dasein), sondern weil sie selbst jetzt ihren Nachbarn relativ stärker gegenüber stehen, also aktiv mehr Nahrung an sich ziehen, und im ganzen stärker wachsen und kräftigere Nachkommen erzielen. Es wird also aus den Kraftverhältnissen zwischen den Teilen des Keimplasmas selbst schon eine aufsteigende Richtung der Variation hervorgehen, ganz so, wie sie die Umwandlungstatsachen verlangen« (1896, S. 55). In den »Vorträgen über Descendenzlehre« betont Weismann wiederholt, daß es die Zufälligkeiten der Nahrungszufuhr sind, welche die wechselnde Ernährung der Determinanten bedingen. »Dergleichen Unregelmäßigkeiten und Ungleichheiten nun werden wir in den kleinsten, für uns unkontrollierbaren Verhältnissen des Keimplasmas ebenfalls voraussetzen dürfen, und die Folge derselben wird eine jeweilige leise Verschiebung des Größen- und Stärkegleichgewichts des Determinantensystems sein; denn die schwächer ernährten Deter-

Digitized by Google

minanten werden langsamer wachsen, geringere Größe und Stärke erreichen und sich langsamer vermehren« (1902, II; S. 132). Ist nun eine Determinante durch geringere Nahrungszufuhr geschwächt, so vermindert sich auch ihre Assimilationskraft. »So muß also im Verlauf der Vermehrung der Keimzellen die schwächer arbeitende Determinante *A* nach und nach, wenn auch sehr langsam, immer schwächer, d. h. immer weniger assimilationskräftig werden, vorausgesetzt, daß der intragerminale Nahrungsstrom an der betreffenden Stelle nicht etwa wieder ein stärkerer wird« (S. 133). Diese Schwankungen des Gleichgewichts des Determinantensystems sollen erstens die Wurzel aller erblichen Variation sein, und zweitens veranlassen, daß Organe im Laufe der Generationen langsam an Größe zunehmen oder abnehmen, also orthogenetisch sich progressiv oder regressiv umgestalten. »Der Grund, warum solche Variationsbewegungen sich fortsetzen müssen, bis sie auf Widerstand stoßen, liegt darin, daß jede zufällige, d. h. durch bloße passive Nahrungsschwankung veranlaßte Auf- oder Abwärtsbewegung einer Determinante diese zugleich stärkt oder schwächt, sie also die Nahrung noch stärker oder noch schwächer als vorher anzuziehen befähigt; in ersterem Fall wird sich ein immer stärkerer Nahrungsstrom gegen sie hin bilden, im letzteren werden ihr die Nachbardeterminanten von allen Seiten her in steigender Progression mehr Nahrung entziehen; im ersteren wird sie so lange immer stärker werden, als sie den Nahrungsstrom noch stärker auf sich lenken kann, im letzteren wird sie so lange schwächer werden, bis sie überhaupt verschwindet« (S. 134). Eine progressive Bewegung kann zum Stillstand gebracht werden, indem entweder die Nachbardeterminanten durch ihre eignen Ansprüche ein weiteres Anwachsen von *A* verhindern, oder indem das von *A* abhängige Determinat über das Maß des Zweckmäßigen sich vergrößert und nun Personalselection eingreift und alle Träger solcher Determinanten ausrottet.

Gegen diese Hypothese lassen sich sehr gewichtige Einwürfe erheben. Ich halte sie für gänzlich verfehlt, da sie von ganz unhaltbaren Voraussetzungen ausgeht, und muß gestehen, daß ich eher die ganze Selectionslehre über Bord werfen, als sie auf der Germinalselection, so wie Weismann es will, aufbauen würde. Meines Wissens haben nur Emery (1897) und besonders Müller de la Fuente (1905) sich ausführlich für diese Hypothese ausgesprochen, während Ammon (1896) und Wallace sie acceptiert haben, aber ohne nähere Begründung. Emery (1897) meint sogar, die Germinalselection habe den ersten Anstoß von der Personalselection nicht nötig. Sie könne ganz

Digitized by Google

unabhängig von dieser auftreten und eventuell zu exzessiven schädlichen Bildungen führen, wenn nämlich andauernde äußere Faktoren die Determinanten in bestimmter Weise durch Generationen beeinflussen. Hiermit überträgt Emery eine orthogenetische Entwicklung auf die Determinanten, wogegen ich nichts einzuwenden habe, denn er sagt damit im Grunde nur, daß äußere Verhältnisse akkumulierend wirken können. Emerys Gedanken scheinen auf Weismann eingewirkt zu haben, denn in den »Vorträgen« spricht er nicht mehr davon, daß Personalselection den Anstoß zu einer bestimmt gerichteten Variation des Keimplasmas gibt, sondern die zufälligen Nahrungsschwankungen veranlassen den Prozeß und setzen ihn so lange fort, bis die Personalselection eventuell eingreift. Weiter gibt er zu, daß gewisse äußere Faktoren (Temperatur, Ernährung) alle homologen[1]) Determinanten in gleicher Weise abändern und dadurch alle Individuen in gleicher Weise umgestalten können, z. B. bei klimatischen Varietäten. Er nennt diese Form der Keimesänderung »induzierte Germinalselection« und stellt sie der »spontanen« gegenüber, welche allein auf intragerminalen Schwankungen des Nahrungsstroms beruht. Es ist klar, daß eine »induzierte Germinalselection« eine Contradictio in adjecto ist, denn die für den betreffenden Reiz empfänglichen Determinanten *A* werden in allen Eizellen etwas verändert und liefern etwas veränderte Individuen, aber hierdurch braucht das Verhältnis von *A* zu den übrigen Determinanten sich nicht zu ändern; *A* beansprucht ebensoviel Nahrung wie vorher und beeinflußt daher die übrigen Determinanten nicht, geschweige daß ein solcher Kampf entstände, daß eine Selection stattfände. Setzen wir aber den Fall, daß der äußere Faktor einige Determinanten stärkt und andre in dem Grade schwächt, daß sie zugrunde gehen, so würde man nur in übertragenem Sinne von einem Kampfe der Determinanten und einer »Germinalselection« sprechen können; jedenfalls wäre es richtiger, alle Veränderungen als direkte Folge der veränderten Existenzbedingungen anzusehen.

Im folgenden zähle ich die Bedenken auf, welche meines Erachtens die Hypothese der Germinalselection unannehmbar machen, wobei ich auch einen Teil der Argumente anführe, welche Eimer (1897, S. 77 ff.), Wolff (1896, S. 23 ff.), Spuler (1898) und Kassowitz (1899) gegen sie vorgebracht haben. Neuerdings haben auch E. v. Hartmann (1903, S. 322) und Günther (1904, S. 364) sich gegen sie ausgesprochen.

[1]) Homologe Determinanten sind solche, die in verschiedenen Keimzellen sich befinden, aber die gleichen Determinate (Organelemente) hervorrufen.

Digitized by Google

Einwände gegen Weismanns Germinalselection.

1. Aus zufälligen Nahrungsschwankungen läßt sich kein orthogenetisches Prinzip ableiten. Weismann macht die unmögliche Annahme, daß die Zufälligkeiten in den Schwankungen des Nahrungsstroms, welche in einer Generation eine Determinante *F* begünstigt haben, so daß sie zu bedeutenderer Größe heranwachsen konnte, auch in den folgenden Generationen wiederkehren und den *F* ermöglichen, sich auf der erreichten Höhe zu halten bzw. noch weiter zu wachsen.

I (Fig. 44) sei ein Eierstock, dessen Zellen sich teilen und zu Eiern heranreifen. Jedes Ei enthält einen Kern, und in jedem Kern liegt eine Portion Keimplasma mit einer vollständigen Garnitur von Determinanten, welche um die verfügbare Nahrung kämpfen. Es ist

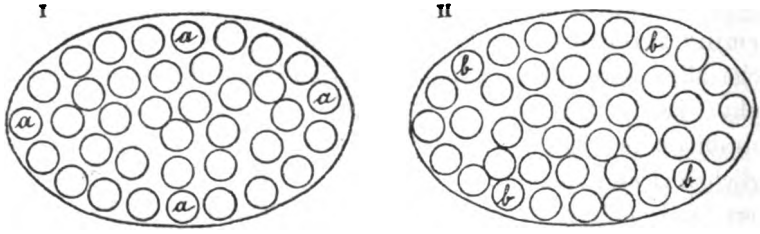


Fig. 44. (Schemata.) Fig. 45.

klar, daß für jedes Ei zunächst die Nahrungszufuhr abhängt von seiner Lage im Ovar, denn die verschiedenen Regionen desselben werden bald mehr, bald weniger vom Blute durchströmt. Eine weitere Variationsquelle wird die Lage der Determinante des betreffenden Organs im Keimplasma sein, sei es, daß diese Lage für jede Determinantenart an sich schwankt oder sei es, daß die Richtung des im Keimplasma circulierenden Nahrungsstroms veränderlich ist. Zwei variable Faktoren[1]) entscheiden also über das Gedeihen der Determinante *F*, welche, wie wir annehmen wollen, die Größe einer Fingerkralle bestimmt: die Lage des Eies im Ovar des Muttertiers und die Lage von *F* in dem Keimplasma dieses Eies. Sind beide Situationen sehr günstig, so entsteht ein Tier mit einer besonders großen Kralle; sind sie ungünstig, so wird die Kralle sehr

[1]) Da die Determinante sich wieder aus »Biophoren« zusammensetzt, die zum Nahrungsstrom verschieden liegen, so könnte man sogar von einer dritten Variationsquelle sprechen. Der Einfachheit halber gehe ich hierauf nicht näher ein.

Digitized by Google

klein. Bei den meisten Eiern wird eine günstige und eine ungünstige Eventualität zusammentreffen, woraus eine mittlere Krallengröße resultieren muß. Ein orthogenetischer Fortschritt, wie ihn WEISMANN deduzieren will, wäre nun am ehesten denkbar für solche Fälle, in denen beide Situationen günstig ausgefallen sind. Aber selbst für diesen Fall läßt sich eine solche Annahme nicht plausibel machen. In Fig. I seien die vier mit *a* bezeichneten Eier solche »Sonntagskinder«, aus denen vier Tiere mit besonders großer Kralle hervorgehen werden. Untersuchen wir nun das Schicksal der nächsten Generation, die also nach WEISMANN eine weitere Größenzunahme der Kralle in allen Individuen zeigen soll.

II sei ein Eierstock eines dieser vier Tiere. In den Eiern desselben werden sämtliche *F*, da sie sich von der Mutterderminante *F* aus *a* ableiten, von Haus aus gut veranlagt sein. Zur Vereinfachung der Analyse und zugunsten der Theorie will ich weiter die sehr unwahrscheinliche Annahme machen, daß diese *F* in ihren Keimplasmen ebenso günstig situiert sind, wie die Mutterdeterminante; daß also letztere ihre vorteilhafte Situation gleichsam vererbt hat. Wir brauchen dann nur mit der Variabilität der Nahrungszufuhr innerhalb des Eierstockes zu rechnen. Es sind nun zwei Möglichkeiten denkbar, damit die *F* sich auf derselben Höhe wie die Mutterdeterminante halten bzw. über sie hinaus wachsen können. Entweder muß der Nahrungsstrom für sämtliche Eier in II so günstig sein, wie er in I bei *a* war. Diese Annahme aber kann unmöglich gemacht werden, denn sie würde einen sehr erheblichen Nahrungszuwachs voraussetzen. Handelt es sich nur um zufällige Nahrungsschwankungen, so können höchstens einige wenige Stellen, nehmen wir an bei *b*, in derselben Weise wie *a* in I begünstigt sein. Vielleicht aber fehlen in II diese günstigen Umstände vollständig, und alle *F* sinken wieder auf die ursprüngliche Größe zurück, weil das Tier mit Nahrungsmangel zu kämpfen hat. Die zweite Möglichkeit wäre, daß die *F* in II, ohne vom Nahrungsstrom besonders begünstigt zu sein, auf Grund ihrer stärkeren Konstitution mehr Nahrung an sich ziehen, was nur auf Kosten der Nachbardeterminanten geschehen könnte. Auch dieses wäre eine rein willkürliche Annahme, denn es wäre ein Widerspruch, für I die begünstigende Ursache in der Ernährung, für II hingegen in einer von der Ernährung unabhängigen Konstitutionskraft zu sehen. Wurde in I die Konstitution durch ein zufälliges Plus von Nahrung gestärkt, so sinkt sie auch sofort, wenn dieses Plus fortfällt. Sie hängt, wie jede organische Eigenschaft, von den äußeren Faktoren ab und steigt oder fällt, je

Digitized by Google

nach der Gunst oder Ungunst derselben[1]). Es ist daher schon etwas gewagt, wie es oben geschah, den *F* in II anfänglich dieselbe Assimilationskraft zuzuschreiben, wie der Mutterdeterminante in I, denn das Keimplasma durchläuft so viele Zellen vom Ei *a* in I bis zu den Keimzellen in II, und gerät dabei in so wechselnde Ernährungsverhältnisse, daß der Vorsprung der Mutterdeterminante bei den *F* in II längst verloren gegangen sein kann. — Aus dem Gesagten folgt: ein orthogenetisches Prinzip läßt sich nie aus zufälligen Nahrungsschwankungen ableiten, zumal wenn sie sich auf zwei voneinander unabhängigen Gebieten, im Ovar und im Keinplasma, abspielen. Diese Schwankungen oscillieren um einen Durchschnittswert bald nach der Plusseite, bald nach Minus, und dasselbe muß für die von ihnen abhängigen Verhältnisse und Größen gelten. Eine konstante Variationsrichtung progressiver oder regressiver Art läßt sich nie auf diese Weise herauskonstruieren. Weismann ist hier in denselben Fehler verfallen, den er bei der Panmixie gemacht hat, als er annahm, daß die zufälligen Variationen nach dem Aufhören der natürlichen Zuchtwahl auf der Minusseite zahlreicher wären als auf der Plusseite und so ein allmähliches Herabsinken der Größe der rudimentären Organe veranlassen könnten. Eine Orthogenese nach oben oder unten ließe sich aus der Germinalselection nur deduzieren, wenn man ein Prinzip fände, welches dem Eierstock jeder folgenden Generation eine erhöhte Nahrungszufuhr garantierte. Ein solches Prinzip ist aber nicht bekannt, und wäre es bekannt, so brauchte man die Germinalselection nicht, sondern könnte einfach schließen, die progressive Nahrungszufuhr käme trotz aller individuellen Schwankungen vornehmlich der Determinante *F* zugute.

2. Die Häufigkeit der symmetrischen Kurven beweist, daß eine Germinalselection nicht existiert, denn diese müßte zu halbseitigen Kurven führen. Die variationsstatistischen Untersuchungen haben zu dem allgemeinen Resultat geführt, welches als Queteletsches Gesetz (vgl. S. 73) bezeichnet wird, daß nämlich die meisten Charaktere der Tiere und Pflanzen in der Häufigkeit ihres Auftretens gleich weit nach der positiven wie nach der negativen Seite um einen Durchschnittswert schwanken und

---

[1]) Es ist naturwissenschaftlich undenkbar, daß dieselbe Wirkung zum zweiten Male eintritt, nachdem die Ursache aufgehört hat. Auch bei der Vererbung ist dies nicht der Fall, sondern bei ihr treten innere Ursachen an Stelle der zuerst vorhandenen äußeren. Eine Schwiele wird z. B. zuerst durch Druck auf die Haut erzeugt. Ist sie erblich geworden, so wird sie durch innere Faktoren des Stoffwechsels hervorgerufen.

Digitized by Google

daher im allgemeinen zu symmetrischen »Galtonkurven« führen. Die Mittelgrößen irgend eines Charakters sind weitaus die häufigsten, und die Häufigkeit nimmt gegen die Extreme zu gleichmäßig ab. Weismann gibt für diese Erscheinung eine Erklärung, die ich nicht als richtig anerkennen kann. Es ist klar, daß meistens (vgl. S. 192) die Extreme im Kampfe ums Dasein zuerst eliminiert werden müssen, da sie am leichtesten schädlich wirken können, während zwischen ihnen ein der Selection nicht unterworfener »Abänderungsspielraum« (»Schonbreite« von Weismann) liegt. Ebenso klar ist es, daß die Nachkommen solcher Extreme leicht über die »Schongrenze« fallen werden. Es ist also richtig, wenn Weismann sagt: »Von den Nachkommen der Grenzindividuen wird also immer ein höherer Prozentsatz der Vernichtung anheimfallen, und ihre Häufigkeit muß daher eine geringere sein« (II, S. 233). Es ist aber ein Irrtum, wenn er dieses Prinzip auf die ganze Kurve ausdehnt, denn innerhalb der Schonbreite spielt die Selection ja überhaupt keine Rolle. Diesen Fehlschluß begeht Weismann, wenn er schreibt: »Wenn also auch im Anfang der Beobachtungsreihe ein Zustand vorgelegen hätte, in welchem alle Ordinaten der Schonbreite gleich hoch gewesen wären, so mußten doch sehr bald die den Grenzpunkten genäherten Ordinaten niedriger werden, und zwar im Verhältnis ihres Abstandes vom Grenzpunkt, und die Häufigkeitskurve, welche anfänglich eine gerade Linie gewesen wäre (nach unsrer für natürliche Verhältnisse nicht zutreffenden Annahme), würde eine symmetrische Kurve werden, in der Mitte am höchsten, nach beiden Seiten hin gleichmäßig abfallend.« Bei einem gewissen Abstande von der Schongrenze müssen alle Nachkommen so sein, daß sie in der Schonbreite bleiben. Es würde also jederseits nur in nächster Nähe der Schongrenze ein Abfallen der Kurve eintreten, ihr Hauptgebiet würde eine gerade Linie bleiben. Da dieses jedoch in der Natur nicht zutrifft, so ist die Weismannsche Erklärung der Galtonkurven nicht richtig. Sie ist auch schon aus dem Grunde irrig, weil solche Kurven auch für indifferente Charaktere gelten (z. B. Zahl der Blattnerven, Blütenblätter usw.), auf welche die Selection überhaupt nicht einwirkt. Die Galtonkurven haben an sich mit der Selection nichts zu tun, sondern sie erklären sich daraus, daß fast alle natürlichen Faktoren, welche Organismen beeinflussen können, dem Wahrscheinlichkeitsgesetz folgen, d. h. je größer die Abweichungen vom Durchschnitt sind, desto seltener sind sie auch.

Geht man nun von einer solchen Galtonkurve aus und überträgt sie auf die Determinantentheorie, so würde sich ergeben, daß

Digitized by Google

die Determinanten F am häufigsten in einer Durchschnittsgröße auftreten und gleichmäßig nach + und nach — an Häufigkeit abnehmen. Die geringe Größe der Determinanten der negativen Seite müßte eine Folge zufälliger ungünstiger Nahrungsschwankungen sein, und wenn sich nach der Germinalselection dieser Zustand von Generation zu Generation verschlimmerte, so müßten die negativen Determinanten schließlich verschwinden. Wir müßten also in der Natur überwiegend Kurven beobachten, deren linke Hälfte ganz oder fast ganz fehlte, die also mehr oder weniger ausgesprochen »halbe« Kurven wären. Da dieses nicht der Fall ist, so kann eine Germinalselection nicht existieren.

Weismann hat selbst gefühlt, daß sein orthogenetisches Prinzip zu sehr bedenklichen Konsequenzen führt, daß nämlich unter seiner Herrschaft nie der Eindruck der Konstanz einer Art resultieren könnte, den wir doch in einer Zeitperiode allgemein beobachten. Denn wenn immer die gefräßigsten Determinanten imstande sind, die schwächeren zu verdrängen, so muß dieser Prozeß selbst bei gleichen äußeren Verhältnissen fortschreiten und zu beständiger Veränderung der Art führen. Weismann sieht sich daher gezwungen, zu vermuten, daß das Keimplasma in vielen Fällen ein Vermögen der »Selbstkorrektion« (II, S. 145) besitzt, wodurch leichte Schwankungen in den Nahrungsströmen nach kurzer Zeit in ihr Gegenteil gekehrt werden können, um dem verderblichen lawinenmäßigen Anwachsen gewisser Determinanten vorzubeugen. Damit stürzt Weismann selbst sein künstlich konstruiertes Gebäude wieder um. Wie Günther (1904, S. 364) richtig bemerkt, liegt in dieser Annahme einer Selbstkorrektion ein nicht zu billigendes teleologisches Moment.

3. Wenn die Gefräßigkeit der Determinanten entschiede, so dürften nur große Organe (Determinate) vorhanden sein (Wolff, Eimer, Rignano [1907, S. 231]), denn Weismann hebt ausdrücklich hervor, daß die Größe und Stärke jedes selbständig variierenden Körperteiles abhängt von der Größe und Assimilationskraft der Determinante, und kleine Determinanten müßten in dem intragerminalen Kampfe sehr bald unterliegen. Neu auftretende, zuerst sehr kleine Bildungen, würden nie im Laufe der Phylogenie heranwachsen können. Müller de la Fuente (1905, S. 486, 489), der begeisterte Anhänger der Germinalselection, meint zwar, diese Auffassung der Determinanten sei zu einseitig, denn die Determinanten bestimmten nicht nur die Größe, sondern alle Eigenschaften der Determinate. Das ist richtig, aber er vergißt, daß diese Theorie erfunden wurde, um das allmähliche Kleinerwerden und schließliche Verschwinden der

Digitized by Google

rudimentären Organe, auf welche die Personalselection keinen Einfluß hat, zu erklären durch die Annahme, daß ihre Determinanten immer schlechter ernährt und kleiner wurden. Wenn aber für die nutzlosen Organe diese Beziehung zwischen der Größe des Determinats und der Größe der Determinante besteht, dann muß sie allgemein gelten.

4. Weismann arbeitet mit einem viel zu rohen, zuwenig modifikationsfähigen Prinzip, denn größere oder geringere Freßlust der Determinanten reichen nicht aus, um alle Differenzierungen zu erklären. Durch wechselnde Intensität der Ernährung einer Determinante lassen sich höchstens quantitative Unterschiede erklären, aber nicht die zahllosen Qualitätsänderungen (Eimer). Weismann behauptet jedoch, daß die stärker ernährte Determinante ein leistungsfähigeres Organ erzeugt, was in vielen Fällen eine Änderung der Qualität der Leistung involviert. Weismann selbst hat gezeigt, daß Fliegenmaden, welche mit einem Minimum von Nahrung aufgezogen wurden, zwar kleinere, aber nicht veränderte Imagines lieferten. Obwohl also die ruhenden und die auf der Wanderung zu ihren Determinaten befindlichen Determinanten den denkbar intensivsten Nahrungsschwankungen ausgesetzt wurden, gingen doch die schwächeren nicht zugrunde. Um wieviel weniger können die kleinen zufälligen Hungerperioden, welche im normalen Verlauf des Lebens auftreten, von Bedeutung sein! Qualitative Änderungen können höchstens die Folge einer in ihrer chemischen Zusammensetzung veränderten Nahrung sein. Aber dann tritt »induzierte« Germinalselection ein, welche, wie ich oben gezeigt habe, mit der »spontanen« nichts gemein hat.

5. Wenn die Determinante eines Körperteiles in einem Ei sich so vermehren kann, daß zahlreiche Keimzellen (die Anlagen der zweiten Generation) je eine Determinante der betreffenden Sorte erhalten, so muß genügend Nahrung für alle Determinanten vorhanden sein (Kassowitz). In der Tat ist nicht einzusehen, warum z. B. in einem *Apteryx*-Ei mit seinem riesigen Dotterquantum die Determinante des rudimentären Flügels nicht immer genügend ernährt werden, sondern von Generation zu Generation ungünstiger gestellt werden sollte. Es liegt doch viel näher, anzunehmen, daß nur so viel Keimplasmateilungen eintreten, d. h. nur so viel Keimzellen gebildet werden, als auf Grund des einmal vorhandenen Nahrungsquantums möglich sind, daß aber jede Keimplasmaportion ihre vollständige Garnitur an ausreichend ernährten Determinanten erhält. Dabei können natürlich einzelne Determinanten etwas besser, andre etwas schlechter wegkommen, und es mögen hieraus Variationen in

Digitized by Google

der Größe der Determinate resultieren. Aber wie ich sub 1 gezeigt habe, können diese Schwankungen nicht durch Generationen hindurch eine Richtung einhalten. — Wie wenig von der Quantität des Nahrungsdotters in einem Ei abhängt, geht auch daraus hervor, daß man ein Ei anstechen und einen Teil austreten lassen kann, ohne daß die Charaktere des Embryos sich ändern.

6. Wenn wirklich die Lebenskraft der Determinanten so sehr von der Ernährung abhängt, so sollte man erwarten, daß eine schlecht ernährte Determinante sich weniger häufig teilen würde als eine gut ernährte. Da jedes Ei nur ein Exemplar von jeder Determinantenart erhält, so müßte es dann nicht selten eintreten, daß gewisse Determinanten in einigen Eiern fehlen und damit auch die späteren Determinate. Solche Beobachtungen liegen aber von rudimentären Organen nur sehr vereinzelt vor; diese sind zwar recht variabel, aber sie fehlen individuell nur höchst selten. Und doch könnte man von den Determinanten der in Rückbildung begriffenen Organe wohl am ehesten annehmen, daß sie in ihrer Assimilationskraft gelitten haben. Aber selbst wenn die Organe fehlen, so ist damit nicht gesagt, daß ihre Determinanten vernichtet worden sind. Bei Besprechung der plötzlichen Rudimentation (S. 264) hob ich hervor, daß ein sprunghafter Ausfall eines Organs oder Merkmals zuweilen beobachtet wird, aber gerade in solchen Fällen sind Atavismen in späteren Generationen nicht selten und beweisen, daß die Determinante nicht verschwunden, sondern unterdrückt worden war. Die hornlosen Rinder und Schafe beweisen jedoch, daß solche Latenz ganz unabhängig von der Ernährung ist.

7. Da sich aus der Germinalselection, wie sub 1 ausgeführt wurde, kein orthogenetisches Prinzip ableiten läßt, so erleichtert sie weder das Verständnis der Coaptationen, noch bietet sie eine Erklärung für das allmähliche Verschwinden der rudimentären Organe. Wir sind also für die letztern ganz auf die oben (S. 265) genannten fünf rückbildenden Faktoren angewiesen. Unter diesen kommt der »umgekehrten Selection« und dem plötzlichen Ausfall nur eine ganz untergeordnete Rolle zu. In erster Linie führen Nichtgebrauch, schädigende Reize und Ökonomie der Ernährung zur Rudimentation, was zu der weiteren Annahme zwingt, daß somatogene Eigenschaften unter Umständen erblich sein können (vgl. S. 271).

8. Spuler meint, es tritt zuweilen bei einer Varietät ein neuer Charakter *a*, z. B. eine neue Flügelzeichnung bei einem Schmetterling, auf, welcher der Stammform fehlt, aber bei den Vorfahren vorhanden gewesen sein muß, also ein atavistisches Merkmal. In

Digitized by Google

solchen Fällen ist die Determinante von *a* nicht durch den Intralkampf ausgerottet worden. Dieser Einwand scheint mir weniger bedeutungsvoll zu sein als die sieben übrigen, denn man kann annehmen, daß entweder die Determinante *a* von der Stammform nicht verschieden ist, sondern nur infolge besonderer Umstände das Determinat auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen geblieben ist, oder daß die Determinante »latent« wurde. Das Problem der Latenz sucht die Germinalselection jedoch nicht zu lösen. Ebenso beruht es auf einem Mißverständnis, wenn Wolff glaubt, ein Kampf sei im Keimplasma nicht möglich, weil jede Determinante nur in einem Exemplar vertreten sei. Er findet eben zwischen verschiedenartigen Determinanten statt.

Mit vorstehenden Ausführungen glaube ich die vollständige Unhaltbarkeit der Hypothese der Germinalselection nachgewiesen zu haben. Sie beruht auf dem Cardinalirrtum, daß Zufälligkeiten ohne eine höhere Kontrolle zu einem konstant und akkumulierend wirkenden Faktor führen können. Ebensowenig wie die zufälligen individuellen Variationen ohne die Richtschnur der Nützlichkeit bzw. der Auslese eine Steigerung von Charakteren bewirken, oder zufällig durcheinander geschüttelte Buchstaben ohne eine Intelligenz einen geordneten Satz ergeben, ebensowenig können zufällige Nahrungsschwankungen ohne ein richtendes Prinzip eine konstante Variationsrichtung hervorrufen; ein solches aber fehlt der Germinalselection.

---

5. Die Mutationstheorie von de Vries.

A. Allgemeine Erörterungen.

Die jüngste Form der Descendenzlehre, welche völlig auf dem Boden des Selectionsprinzips steht, ist die Mutationstheorie des holländischen Botanikers de Vries[1]). Auch für sie ist der Kampf ums Dasein und die aus ihm resultierende natürliche Auslese der allmächtige Regulator, welcher die Natur beherrscht und alle minderwertigen Abänderungen vernichtet und durch die andauernde Häufung kleiner nützlicher Variationen die allmähliche Entstehung der Anpassungen verständlich macht. Über den Ursprung der Variationen sagt sie nichts aus, sondern nimmt sie als gegeben hin. Auch darin stimmt de Vries ganz mit Darwin überein, daß die Variationen an

[1]) Man lese z. B., was de Vries (1906, S. 350, 430, 488) über das Selectionsprinzip sagt.

Digitized by Google

sich richtungslos sind, also weder in der Qualität noch in der Quantität eine bestimmte Bahn einhalten, so daß das Ansteigen eines Organs in einer bestimmten Richtung zu immer höherer Vervollkommnung nur dem Eingreifen der Selection zu danken ist, welche alle Individuen mit zufällig nicht passenden Abänderungen ausmerzt. Die Selection ist also das richtende Prinzip der Natur und bedingt das Einhalten bestimmter nützlicher Entwicklungsbahnen durch Erhaltung der zufällig begünstigten Individuen, und letztere Erscheinung kommt nicht im Sinne Lamarcks dadurch zustande, daß alle Individuen der betreffenden Art nach der nützlichen Seite abändern, wenn sie durch die äußeren Faktoren in eine Notlage geraten. Weiter schließt sich de Vries an Darwin darin an, daß er dessen Theorie der Erbeinheiten übernimmt. Diese hypothetischen Körperchen, welche Darwin »Pangene« und Weismann »Determinanten« nennt, sollen die Vererbungssubstanz zusammensetzen, und jedes von ihnen ruft während der Ontogenie ein bestimmtes Organ oder einen Teil eines solchen hervor. Sie sind also Erreger der erblichen Merkmale, welche den Organismus wie ein Mosaik aufbauen und werden deshalb auch wohl Merkmalseinheiten genannt. Von Darwin übernahm de Vries ferner den Gedanken, daß diese Erbeinheiten zeitweilig in einen ruhenden, inaktiven oder »latenten« Zustand übergehen können, wodurch die zugehörigen Merkmale verschwinden, und daß latente Einheiten nach kürzerer oder längerer Frist wieder »aktiv« werden und ihre Merkmale von neuem erzeugen können, wie dies z. B. für den Atavismus angenommen wird. In allen diesen grundlegenden Anschauungen steht de Vries vollständig auf den Schultern von Darwin, so daß die Mutationstheorie nicht als eine im Prinzip neue Form der Abstammungslehre, sondern nur als eine modifizierte Selectionstheorie angesehen werden muß. Obwohl über diesen Punkt für jeden, der sich nur etwas mit den Schriften von de Vries beschäftigt hat, gar kein Zweifel herrschen kann, mußte er doch besonders betont werden, da die wunderlichsten [1]) Anschauungen hierüber geäußert worden sind.

Der Gegensatz zwischen de Vries und Darwin bezieht sich in der Hauptsache auf folgende Probleme.

1. In der Vererbungsfrage ist de Vries strenger Anhänger von Galton und Weismann: jeder erbliche Charakter ist blastogenen Ursprungs, d. h. im Keimplasma durch eine Anlage (Pangen) ver-

[1]) So behauptet z. B. Driesch (1905, S. 125): »Die neuere ‚Mutationstheorie' von de Vries, welche die Veränderungen, unter denen dann ‚Zuchtwahl' eventuell ausmerzt, sprungweise geschehen läßt, ist natürlich kein ‚Darwinismus'.«

Digitized by Google

treten. Die während des Lebens erworbenen Veränderungen des Körpers — dieser als Gegensatz zu den Keimzellen aufgefaßt — werden nicht übertragen, doch können natürlich die Einflüsse der Außenwelt und der Ernährung unter Umständen bis zu den Keimdrüsen vordringen und das Keimplasma umgestalten. Darwin hingegen rechnete nicht nur mit ererbten Merkmalen, sondern er war gleichzeitig ein Anhänger Lamarcks und nahm an, daß erworbene Eigenschaften erblich werden können (vgl. S. 5). Um letzteren Vorgang verständlich zu machen, ersann er die Pangenesistheorie, welche annimmt, daß kleine Vererbungskörperchen, die Pangene, von den Organen des Körpers zu den Keimzellen strömen und hier die somatischen Veränderungen festhalten. Dieses Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften soll uns im nächsten Kapitel näher beschäftigen. Hier genügt die Tatsache, daß de Vries in dieser wichtigen Frage eine engere Auffassung vertritt als Lamarck, Darwin und Haeckel. Man muß ihn daher zu den »Neo-Darwinisten« oder Weismannianern rechnen.

2. Hinsichtlich der Variationen unterscheidet de Vries scharf zwischen Mutationen und Fluktuationen, welch letztere auch individuelle Variationen genannt werden. Nur die Mutationen sollen für die phyletische Entwicklung in Betracht kommen, während die individuellen Variationen völlig belanglos sind. Erstere können schädlich, indifferent oder nützlich sein, und die natürliche Auslese sorgt dafür, daß nur die letzteren beiden Kategorien erhalten bleiben. Selection der individuellen fluktuierenden Variationen soll überhaupt nicht zu einem dauernden Erfolge führen, da sie nach Aufhören der Auslese in wenigen Generationen wieder zum ursprünglichen Durchschnittswert zurückschlagen. Anderseits behauptet Darwin, daß die Selection der individuellen fluktuierenden Variationen das Mittel ist, dessen sich die Natur bedient, um die Vervollkommnung der Lebewesen zu erreichen. Hier scheint sich eine gähnende Kluft zwischen beiden Forschern aufzutun: nach de Vries sind die Fluktuationen für den phyletischen Fortschritt wertlos, und nur die Selection der Mutationen ist bedeutungsvoll, nach Darwin umgekehrt die Auslese der Fluktuationen. de Vries hat in seinen Schriften diesen Gegensatz der Auffassungen immer wieder nachdrücklichst betont, und er wie seine zahlreichen Anhänger sehen in dem Nachweis der Unbeständigkeit aller durch Selection verbesserten individuellen Abänderungen einen großen theoretischen Fortschritt, ja einzelne Heißsporne haben daraus den völligen Zusammenbruch des Darwinismus erschlossen.

Digitized by Google

Wie ich schon oben (S. 71 ff., siehe die S. 74 gegebene Übersicht) bei Besprechung des siebenten Einwandes ausgeführt habe, ist dieser Gegensatz der Meinungen nur ein scheinbarer und beruht auf einem Mißverständnis von DE VRIES. Hätte letzterer die Schriften des großen Naturforschers etwas genauer gelesen, so würde er zu der Überzeugung gekommen sein, daß seine »Mutationen« sich genau decken mit den »fluktuierenden, individuellen Variationen« von DARWIN, und daß sie wie diese bald als sehr kleine und unbedeutende, bald aber auch als beträchtliche Abänderungen auftreten. Für die großen sprungartigen Mutationen gibt DE VRIES die Identität mit den single variations von DARWIN zu, aber er ist sich nicht klar darüber, daß auch diese von DARWIN zu den individuellen Fluktuationen gerechnet werden. DARWIN vernachlässigt die nichterblichen Abänderungen vollkommen[1]), weil sie selbstverständlich für die Descendenzlehre bedeutungslos sind. Es war ihm natürlich sehr wohl bekannt, daß nichterbliche geringfügige Variationen (z. B. verschieden große und geformte Blätter (Fig. 46) an einem Baum oder Individuen in derselben Familie) vorkommen, aber ebensolche Variationen können auch erblich sein und gehören dann zur fluctuating variability. Von ihnen sagt er (Origin, p. 31): »These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one.« Würde man DARWIN die kleinen, aber erblichen Unterschiede gezeigt haben, in denen die etwa 200 Mutationen von Draba verna (Hungerblümchen) oder diejenigen von Oenothera lamarckiana voneinander differieren, so würde er sofort gesagt haben, das sind die kleinen fluktuierenden Variationen, auf die sich meine Theorie stützt. An die Fluktuationen im Sinne von DE VRIES, welche nicht erblich sind und nur nach Plus oder Minus, je nach der Ernährung hin- und herschwanken, hat DARWIN überhaupt nicht gedacht. Dies geht ganz klar hervor aus den Beispielen, welche er an vielen Stellen seiner Werke vorbringt zur Illustration der individuellen Variabilität. So hebt er (Var. I, S. 53) von den Katzen hervor verschiedene Färbung, Zahnlosigkeit eines westindischen Exemplars, starke Entwicklung der Eckzähne, Sechszehigkeit, variable Ohrform, erbliche Ohrpinsel, verschiedene Schwanzlänge. Ebenso erwähnt er von den »individuellen Variationen« des Pferdes (ibid. S. 55) nur solche, die unmöglich als die Folge von Ernährungsschwankungen angesehen werden können: 8 Schneidezähne statt 6,

[1]) »Any variation which is not inherited is unimportant for us« (Origin. p. 9; und in ähnlicher Weise an manchen andern Stellen.

Digitized by Google

19 Rippen statt 18, einen überzähligen Knochen in der Ferse, Trapezium und Rudiment eines fünften Mittelhandknochens ähnlich wie bei *Hipparion*, hornartige Vorsprünge auf dem Stirnbein. Von den »individuellen« Verschiedenheiten der Tauben gibt Darwin an (ibid. S. 176), daß »sie in den meisten Fällen durch das Zuchtwahlvermögen des Menschen fixiert und gehäuft werden können«, was beweist, daß er immer nur an erbliche Abänderungen denkt.

Die »Fluktuationen« von de Vries sind im Gegensatz hierzu nicht erblich, und deshalb vermag Selection bei ihnen nichts Dauerndes zu erzielen. Sie schwanken je nach der Gunst der Verhältnisse und dem dadurch bedingten Ernährungszustand bald nach oben, bald nach unten vom Mittelwert der Rasse, aber diese Abweichungen

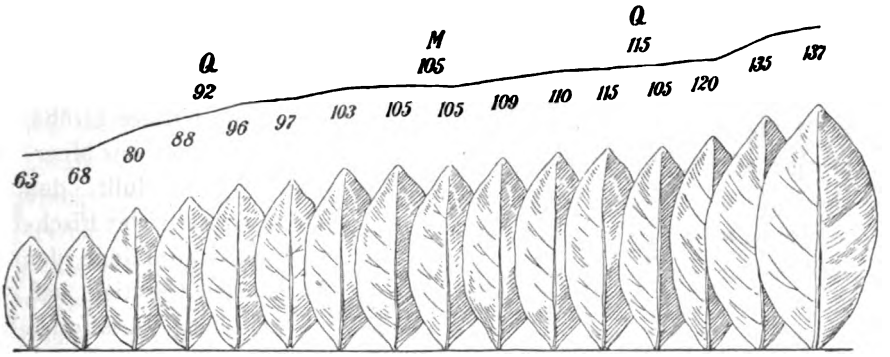


Fig. 46. Nichterbliche Variationen (Somationen) der Blätter von Prunus laurocerasus. Darüber eine Kurve der Blattlängen, welche durch die Punkte *Q* (Quartile) und *M* (Mittel) in vier gleiche Teile geteilt wird. Nach de Vries, Mutationstheorie.

haben mit den Darwinschen Fluktuationen nichts zu tun. Da nun diese unheilvolle Begriffsverwechslung nicht länger bestehen bleiben kann, so sollten die Ausdrücke fluktuierende individuelle Variabilität bzw. Fluktuation nur in dem ursprünglichen Darwinschen Sinne, nicht aber in dem irrtümlichen de Vriesschen Sinne gebraucht werden. Die de Vriesschen »Fluktuationen« sind zu kassieren und durch die schon früher von mir vorgeschlagene Bezeichnung (Plate 1905, S. 206) »Somationen« zu ersetzen, welche sofort ersehen läßt, daß die nicht erblichen Änderungen des Soma damit gemeint sind. De Vries erwähnt viele Beispiele von Somationen aus dem Pflanzenreiche: die Länge der Blätter eines Baumes (Fig. 46), die Länge der Bohnen einer Sorte, die Länge der Früchte von Oenothera lamarckiana, die Zahl der Strahlenblüten bei vielen Compositen und der Schirmstrahlen mancher Umbelliferen,

Digitized by Google

den Zuckergehalt der Rüben, u. a. Gutes Wetter und starke Düngung erhöhen in allen diesen Fällen den Durchschnittswert, der aber sofort wieder sinkt, wenn die nächste Generation unter weniger günstigen Bedingungen aufwächst. Ähnliche Beispiele sind in Menge aus dem Tierreich bekannt: die Länge der Hirschkäfer und vieler Hymenopteren variiert sehr auffällig, je nach der Menge der gebotenen Nahrung, und geringere Differenzen aus gleicher Ursache kommen wohl in jeder Tierklasse vor und äußern sich auch im Körpergewicht, in der Färbung und andern Verhältnissen. Bei dem Rädertier *Anuraea cochlearis* (Fig. 47) werden die Stacheln des Panzers im Winter länger und im Sommer kürzer, und dasselbe gilt für den Schalenstachel und die Tastantennen der Daphnide *Bosmina longirostris*. Ebenso hängt die Entwicklungsdauer vieler Eier sehr von der Temperatur des umgebenden Wassers ab und variiert daher mit dieser um eine mittlere Größe. Der Salzgehalt des Meerwassers beeinflußt den Durchmesser vieler Fischeier und die Länge der Hörner der Ceratien, usf.

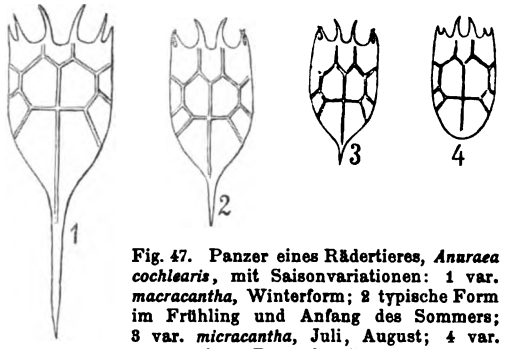


Fig. 47. Panzer eines Rädertieres, *Anuraea cochlearis*, mit Saisonvariationen: 1 var. *macracantha*, Winterform; 2 typische Form im Frühling und Anfang des Sommers; 3 var. *micracantha*, Juli, August; 4 var. *tecta*, ohne Dorn im Spätsommer und Herbst. Nach Lauterborn, Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg. VI, 1900, Tafel 10.

Erbliche Variationen und Somationen sind nach dem Aussehen nicht immer sofort zu unterscheiden, sondern es bedarf, namentlich bei kleinen Abänderungen, des Kulturversuches; geringe Größe kann auf schlechter Ernährung, Erkrankung der Schilddrüse oder andern schädigenden Faktoren beruhen, oder auf erblichem Zwergwuchs; eine helle Färbung kann durch Lichtmangel erzeugt oder der Ausdruck einer blastogenen albinotischen Veränderung sein. Wir verfügen jetzt über ein besseres Wissen als Darwin, welcher viel zu sehr geneigt war, jede Variation als erblich anzusehen. Nachdem er z. B. (Var. II, S. 93) gezeigt hat, wie häufig sich ganz unbedeutende Eigenschaften vererben, sagt er: »wir werden hierdurch dazu geführt, die Vererbung als Regel, die Nichtvererbung als Anomalie zu betrachten«; diesen Satz würde heute kein Descendenztheoretiker mehr schreiben, nachdem Weismann gezeigt hat, daß selbst starke Verletzungen des Soma nicht vererbt werden. Die Beurteilung, ob eine Veränderung erblich ist oder nicht, wird dadurch

Digitized by Google

sehr erschwert, daß Somationen den Anschein einer Vererbung, eine pseudohereditäre Nachwirkung (Scheinvererbung) vortäuschen können. Eine solche kann in doppelter Form auftreten, bei geschlechtlicher und bei ungeschlechtlicher Vermehrung. Besonders gut genährte Pflanzen erzeugen vielfach besonders große Samen, oder bei lebendig gebärenden Tieren werden die Embryonen sehr reichlich mit Nährstoffen versehen. Die Gunst der äußeren Verhältnisse wirkt in solchen Fällen auf die Frühstadien der nächsten Generation ein, welche ja bekanntlich besonders empfindlich sind. Wenn ein solches Samenkorn dann in mittelmäßigen Boden gerät, so wächst es trotzdem gut heran, wird hoch, bildet viel Laub und wiederholt gleichsam die Somationen der Mutterpflanze, so daß der Anschein einer Vererbung entsteht. Eine solche pseudohereditäre Nachwirkung kann sich auf die verschiedenartigsten Merkmale beziehen, auf Vegetationszeit, Qualität der Körner u. a. Schübeler (zitiert nach de Vries, 1906, S. 491) hat es in Christiania in wenigen Jahren erreicht, daß der Mais seine Vegetationszeit von 123 auf 90 Tage herabsetzte, wobei er kleinere Stengel und weniger Körner hervorbrachte. Als diese Pflanzen nach Süddeutschland versetzt wurden, verschwanden diese Eigenschaften sehr rasch. — Ebenso wurde konstatiert, daß die Merkmale, welche das Getreide im nördlichsten Norwegen annimmt (kurze Vegetationszeit, schwerere und früher reifende Samen), bei Rückverpflanzung in die Heimat nach wenigen Generationen verloren gehen. Wille (1905) hat zwar gezeigt, daß Schübelers Angaben nicht ganz einwandfrei sind, und daß diese Neuerwerbungen sehr wahrscheinlich beruhen auf längerer Belichtung, besserer Lage der Äcker und reichlicherer Düngung; aber das würde gerade dafür sprechen, daß es sich um Somationen handelt, um eigenartige Umänderungen der Körperzellen, welche durch die Außenwelt hervorgerufen sind und daher in wenigen Jahren und Generationen vergehen, wenn diese wechselt. Das Keimplasma selbst aber wurde durch das nördliche Klima nicht verändert. Ich zitiere noch ein andres Beispiel aus de Vries (1906, S. 492): »Die Praxis des Samenwechsels beruht zum großen Teil auf der Erfahrung, daß die Eigenschaften, welche unter den bestimmten klimatischen und kulturellen Bedingungen einiger bevorzugter Gegenden erworben worden sind, für eine oder zwei und mitunter auch für mehr Generationen aushalten, bevor sie zu praktischer Nutzlosigkeit herabsinken. Die Probstei, die Hanna und andre Gebiete verdanken ihren Reichtum dieser zeitweisen Überlegenheit ihres Weizens und andrer Getreidesorten.« Ähnliche Erscheinungen kennt man für viele Pilze:

Digitized by Google

der Micrococcus prodigiosus der vom abergläubischen Volk bewunderten blutigen Hostie wird auf stärkemehlhaltigem Substrat rot, bei Übertragung auf Agar-Agar allmählich weiß. Aus der Tierwelt liegen sichere Angaben über Scheinvererbung meines Wissens kaum vor, obwohl viele Rassen von Nutztieren in bestimmten Gegenden besondere Eigentümlichkeiten erwerben, diese aber wieder verlieren, wenn sie in andre Gebiete versetzt werden. Aber wie schnell die Umänderung erfolgt, darüber fehlen zuverlässige Beobachtungen.

Mit einem Wort sei noch der Scheinvererbung bei vegetativer Vermehrung gedacht, welche ja bekanntlich eine außerordentliche praktische Bedeutung hat, weil beim Okulieren und Auspflanzen von Stecklingen, Wurzelstöcken, Zwiebeln und Knollen die Vererbung viel genauer arbeitet als bei Aussaat von Samen. Beispiele findet der Leser bei Darwin (Var. II, S. 448), bei Fruwirth (1905, S. 294) und de Vries (1906, Kap. XXVI). Letzterer bezeichnet als die großen Vorteile der vegetativen Vermehrung Gleichförmigkeit aller Individuen und Fehlen des Rückschlages zur Mittelmäßigkeit, welcher bei Vermehrung durch Samen sehr häufig eintritt. Eine Kartoffelknolle oder ein zum Okulieren ausgeschnittener Vegetationspunkt eines Gravensteiner Apfels sind nur abgetrennte Teile eines Individuums und behalten daher dessen Eigenschaften bei, wenn sie auswachsen. Von einer eigentlichen Vererbung kann man in solchen Fällen nicht reden, sondern dieser Begriff muß reserviert werden auf die Entstehung aus Keimzellen. Wegen ihrer Samenunbeständigkeit rechnet daher de Vries mit Recht die Kartoffel- und Obstsorten und die Zuckerrohrvarietäten zu den Fluktuationen, d. h. also nach meiner Terminologie zu den Somationen. Die Konstanz bei vegetativer Vermehrung muß dann als ein besonderer Fall von Scheinvererbung angesehen werden.

3. Als einen dritten Gegensatz zwischen Darwin und de Vries pflegen die Anhänger der Mutationslehre die plötzliche stoßartige Entstehung der Mutanten zu bezeichnen, während Darwin eine allmähliche Entwicklung befürwortete. In der Vorrede zu seinem letzten Werke (Arten und Varietäten, 1906) drückt de Vries dies mit den Worten aus: »Der herrschende Glaube nimmt an, daß sich die Arten langsam in neue Typen verwandeln. Im Widerspruch mit dieser Annahme behauptet die Mutationstheorie, daß neue Arten und Varietäten aus vorhandenen Formen durch plötzliche Sprünge entstehen.« Typen sind erbliche Variationen, und diese entstehen nach Darwin bekanntlich entweder bei einzelnen Artgenossen durch »spontane, zufällige Variabilität« und werden dann als individuelle,

Digitized by Google

fluktuierende Variationen« bezeichnet oder sie sind »bestimmte« und treten bei allen Artgenossen gleichzeitig auf (vgl. Einleitung S. 5, die Übersicht S. 74). Stets aber ist der erbliche Typ auf einmal da, denn eine andre Auffassung ist überhaupt undenkbar, da jede Variation, mag sie erblich oder nicht erblich sein, eine stoßartige[1]) Veränderung bedeutet (vgl. S. 61, 103). Eine solche kann klein oder groß sein und wird dann entsprechend als Schritt oder Sprung bezeichnet, wobei natürlich der subjektiven Beurteilung der Größe der Veränderung Tür und Tor geöffnet sind. In dem Werke »Arten und Varietäten« (deutsche Ausgabe) finde ich stets den Ausdruck »Sprung«, obwohl die Mutationen doch sehr oft ganz unbedeutende Veränderungen sind und obwohl DE VRIES in seinem Hauptwerke (vgl. das Zitat S. 107) sich selbst gegen diese mißbräuchliche Benutzung des Wortes »Sprung« ausgesprochen hat. In dieser Hinsicht bedeutet das jüngere Buch einen Rückschritt, denn eine solche Ausdrucksweise muß zu Mißverständnissen führen. Treten gleichzeitig viele ähnliche Typen auf, so spricht man von Übergängen. So lassen sich z. B. bei den zahlreichen Mutanten des Weizens alle Übergänge von unbegrannten zu lang begrannten aufstellen, und dasselbe gilt für manche Organe der vielen Mutanten von Draba verna, des Stiefmütterchens oder der *Cerion*-Schnecken (Fig. 23, S. 104) oder der Bänderung unsrer Gartenschnecken. Wenn von Zeit zu Zeit die kleinen Schritte der Typen aufeinander folgen, so bedingen sie eine allmähliche, langsame phyletische Entwicklung, und eine solche muß DE VRIES selbstverständlich genau so annehmen wie DARWIN. Wir sehen also, daß in allen diesen Punkten ein wirklicher Gegensatz zwischen Selectionstheorie und Mutationslehre gar nicht existiert, sondern letztere sagt dasselbe wie erstere. Der Gegensatz ist nur scheinbar, weil DE VRIES die Anschauungen DARWINS unrichtig wiedergegeben hat.

Hinsichtlich der **Bewertung der Mutationstheorie** gehen die Meinungen der Forscher, wie zu erwarten ist, weit auseinander. Die Botaniker stehen ihr überwiegend sympathisch gegenüber, und einige unter ihnen (MOLL [1902], MCDOUGAL [1905], WHITE) haben sie mit Begeisterung aufgenommen. Aber auch unter den Botanikern haben sich manche die kühle Ruhe der Kritik bewahrt, so daß ich auf die Urteile weiter unten noch zurückzukommen haben werde. CORRENS (1902, 1904) hebt [wie auch MOLL (1902) und KLEBS (1905,

[1]) Man kann sie auch als »plötzlich« bezeichnen, darf jedoch nicht vergessen, daß sie während der Ontogenie allmählich entsteht.

Digitized by Google

S. 316)] hervor, daß das Hauptmerkmal der Mutationen in ihrer Erblichkeit besteht, daß in theoretischer Hinsicht DE VRIES eigentlich nur mit Ideen arbeitet, welche schon bei NÄGELI zu finden sind, und dieser Punkt wird auch von SOLMS-LAUBACH (1905, S. 41) ausführlich erörtert. Wie ich oben (S. 283, 284) gezeigt habe, geht diese Abhängigkeit in Wirklichkeit bis auf DARWIN zurück. LOTSY's (1906) sehr beachtenswerte Kritik wird weiter unten berücksichtigt werden; auf KORSCHINSKY (1899), welcher schon vor DE VRIES ähnliche Anschauungen vertreten hat, habe ich früher (S. 115, 119) aufmerksam gemacht. Einer der besten Kenner der Pflanzenbastarde, W. O. FOCKE, schreibt in einer soeben erschienenen Abhandlung (1907, S. 73) von der Oenothera lamarckiana: »Jene Pflanze, eine ausländische kultivierte Rasse unbekannter Herkunft, die seit langer Zeit wechselnden Einflüssen, vermutlich auch vielen Kreuzungen ausgesetzt gewesen ist, eignet sich recht wenig, um aus ihrem Verhalten grundlegende und allgemeingültige Gesetze abzuleiten.« So mehren sich neuerdings auch unter den Botanikern die Stimmen, welche vor einer Überschätzung der Mutationstheorie warnen.

Die Zoologen haben sich von vornherein sehr viel ablehnender verhalten, als ihre Kollegen von der scientia amabilis. Nur die Amerikaner haben sich mehrfach (vgl. Mutation Theory 1905) für sie ausgesprochen, und einer von ihnen (MORGAN, 1903) hat sich so von ihr blenden lassen, daß er mit dem Schlagwort »Mutation« alle biologischen Rätsel glaubt lösen zu können (vgl. meine gegen MORGAN gerichtete Schrift: Darwinismus kontra Mutationstheorie, 1906).

WEISMANN (1902) und ich (1903 in der 2. Aufl. dieses Buches, 1905, 1906) haben ernstere Bedenken gegen DE VRIES vorgebracht, wobei die Mutationen als Habitusänderungen nach Art der Oenothera-Mutanten aufgefaßt wurden. Von andern Gegnern seien SCHRÖDER (1903), WELDON (1901), LANG (1904), STANDFUSS (1905) und GROSS (1906) genannt. Eine mehr vermittelnde Stellung nimmt DAVENPORT (1905, 1906) ein, während SCHIMKEWITSCH (1906) auf die Bedeutung der Mutationen für die Entstehung von Anomalien und Mißbildungen hinweist.

Diese Divergenz der Meinungen erklärt sich leicht daraus, daß der Begriff der Mutation durchaus unklar ist. Der eine Forscher bezeichnet jede erbliche Variation mit diesem Worte und kann dann natürlich behaupten, daß jede phyletische Entwicklung auf Mutationen beruhe; der andre faßt den Begriff viel enger und versteht darunter nur große sprungartige Veränderungen. Daher soll die Vieldeutigkeit dieses Begriffes im folgenden untersucht werden. Ferner hat

Digitized by Google

DE VRIES in seine Theorie bestimmte Anschauungen über die Begriffe »Art« und »Varietät«, über den Atavismus, über die Gesetze der Vererbung, die Wirkungsweise der Selection und manche andre Probleme aufgenommen, so daß sie im Grunde genommen das ganze Gebiet der Abstammungslehre umspannt. Daraus erklärt sich leicht, daß man die Mutationstheorie nicht einfach en bloc annehmen oder ablehnen kann, sondern daß die einzelnen Fragen gesondert behandelt werden müssen. DE VRIES hat durch sehr umfassende und geschickte Kulturen die Probleme der Vererbung und Artbildung auf breitester Grundlage experimentell in Angriff genommen. Sein Hauptwerk in zwei Bänden mit zusammen 1400 Seiten ist äußerst anregend und wird für alle Zeiten von höchstem Wert bleiben und neben dem Origin of Species einen Markstein in der Geschichte der Biologie bedeuten. Er ähnelt dem englischen Meister auch darin, daß er nicht nur eine erstaunliche Fülle von Tatsachen beherrscht, sondern diese durch theoretische Spekulation innerlich zu verknüpfen und damit auf die Höhe wahrer Wissenschaft zu heben sucht. So sehr ich diese großen Verdienste von DE VRIES anerkenne, ebenso sehr bedauere ich, daß er sich in DARWINS Gedanken nicht genügend vertieft und Gegensätze zu ihm konstruiert hat, die in Wahrheit gar nicht existieren. Er ist auch nicht frei von Überschätzung seiner eignen Leistungen, z. B. wenn er behauptet, daß erst durch die Mutationstheorie eine »experimentelle« Behandlung des Descendenzproblems angebahnt worden sei, während doch schon vor ihm sehr viele Forscher Versuche über die Erblichkeit natürlicher und künstlich erzeugter Variationen angestellt haben und es anderseits durchaus nicht erwiesen ist, daß die Mutationen der Oenothera lamarckiana zuerst in Hilversum bzw. in Amsterdam aufgetreten sind. Sollte die Pflanze in ihrer Heimat wieder gefunden werden, so würden die Mutationen vielleicht auch dort stellenweise zu beobachten sein. Dann hätte DE VRIES nicht neue Formen »in statu nascendi«, bei ihrem allerersten Auftreten beobachtet, sondern schon vorher existierende Variationen hätten sich bei seinen Kulturen gezeigt, wie das immer und immer wieder sich ereignet.

B. Spezielle Erörterungen.

I. Die Oenothera-Kulturen. DE VRIES geht von folgenden Tatsachen aus. Da die Arten im LINNÉschen Sinne häufig aus Unterarten sich zusammensetzen, so war anzunehmen, daß, wenn neue erbliche Formen in der Natur entstehen, diese den Charakter solcher

Digitized by Google

Unterarten oder Varietäten haben würden. Er ging somit aus von dem alten Darwinschen Satze, daß eine Varietät eine beginnende Art sei. In der Hoffnung, solche neue Formen oder »elementaren Arten« in ihrem ersten Auftreten zu beobachten, nahm er über 100 Pflanzen in Kultur, von denen aber nur eine, die großblütige Nachtkerze, Oenothera lamarckiana (Fig. 48), seinen Wünschen

Fig. 48. Oenothera lamarckiana nach de Vries, 1906, S. 318.

entsprach. Diese Pflanze ist in Texas heimisch, wenngleich dort wild in jüngster Zeit noch nicht wieder gefunden worden. Sie wurde etwa 1858 nach England als Zierpflanze eingeführt und fand von hier ihren Weg in die Gärtnereien von Holland, Deutschland und Frankreich und andern Ländern. Sie gedeiht bei uns so gut, daß sie häufig verwildert. So fand de Vries bei Hilversum, in der Nähe von Amsterdam, ein verlassenes Kartoffelfeld, auf welchem sich viele

Digitized by Google

Hunderte von Oenotheren ausgebreitet hatten, die in allen Organen sehr variabel waren, z. B. auch Fasciationen (Stengelverbreiterungen) und Ascidien (Blattbecher) zeigten. Unter ihnen fanden sich zwei neue Unterarten, O. brevistylis und O. laevifolia, in wenigen Exemplaren und an einer kleinen Stelle, als ob sie hier aus O. lamarckiana entstanden seien. Diese ungewöhnlichen Erscheinungen

Fig. 49. Oenothera nanella nach DE VRIES, 1906, S. 324.

veranlaßten DE VRIES die Art in Kultur zu nehmen. Es wurden 1886 9 große lamarckiana-Rosetten von Hilversum nach dem botanischen Garten in Amsterdam verpflanzt und durch Generationen hindurch gezüchtet, wobei die Pflanzen stets mit ihrem eignen Pollen künstlich befruchtet und durch Pergamintüten vor Insektenbesuch gesichert wurden. Sie wurden meist stark gedüngt. So ergab sich der folgende Stammbaum (DE VRIES, 1901, S. 157), in dem jede Gene-

Digitized by Google

ration überwiegend aus der Stammform, daneben noch aus 2—7 verschiedenen »Mutanten« bestand. Die Ziffern bedeuten die Zahl der genau untersuchten Individuen. Die Generationen waren zuerst zweijährig, später einjährig. Die 1891 geernteten Samen wurden erst 1895 ausgesät.

Kulturen der Oenothera lamarckiana.

Generation	gigas	albida	oblonga	rubri-nervis	lamar-ckiana	nanella	lata	scin-tillans
1899		5	1		1 700	21	1	
1898			9		30 000	11		
1897		11	29	3	1 800	9	5	1
1896		25	135	20	8 000	49	142	6
1895	1	15	176	8	14 000	60	73	1
1890/91				1	10 000	3	3	
1888/89					15 000	5	5	
1886/87					9			

Es waren also von den 9 Lamarckiana-Stammpflanzen in 7 Generationen reichlich 53000 Individuen erzeugt worden, unter denen sich etwas über 800 = 1,5% neue Formen (»Mutationen«) befanden. Da manche übersehen sein mögen, so ist der Prozentsatz der Mutanten eher zu gering als zu groß angegeben. Auffallend ist, daß die in Hilversum beobachteten Unterarten O. brevistylis und O. laevifolia in den Kulturen nicht auftraten. Es wurden aber Samen der O. laevifolia im Freien gesammelt und der S. 297 folgende Stammbaum aus ihnen gewonnen.

Es ergab sich, wie diese Übersicht lehrt, das bemerkenswerte Resultat, daß diese Kultur zwar zum Teil dieselben Mutationen (lata, nanella) hervorbrachte, wie die von lamarckiana, zum Teil aber auch neue Formen. Das Auftreten von lamarckiana im Jahre 1888 erklärt sich ohne Zweifel aus einer Bastardierung mit der Stammform.

Weitere Kulturen führten zu dem Ergebnis, daß zwar jede Mutante überwiegend sich selbst bei Selbstbefruchtung erzeugt, daß sie aber fast alle die übrigen Formen ebenfalls zu bilden ver-

Digitized by Google

Kulturen der Oenothera laevifolia (DE VRIES, 1901, S. 192).

Generation	Oenothera							
	laevifolia	lata	elliptica	nanella	rubrinervis	spathulata	leptocarpa	lamarckiana
1895	—				44		5	
1894		2			96			
1894	1500	2	1	2	—			
1893	—		1	2	—			
1892	—							
1891	53	2	3		—			
1890	25				—			
1889	8	3	2	12	2	2		400
1888	2							—
1886/87	—							

Ein — bedeutet, daß die Zahl der Individuen nicht genau notiert wurde.

mag, also selbst mutabel ist. So erhielt DE VRIES aus O. lamarckiana die Mutanten gigas, albida, oblonga, rubrinervis, nanella, lata, scintillans, und aus jeder dieser Mutanten konnten die übrigen und die O. lamarckiana wieder gezüchtet werden. Auch Bastardierungen ergaben immer wieder im wesentlichen denselben Formenkreis. Es entstand z. B. O. rubrinervis aus folgenden Formen bzw. Bastarden: O. lamarckiana, laevifolia, lata, oblonga, lamarckiana × nanella, lata × nanella, lata × lamarckiana, lata × brevistylis, nanella × brevistylis, scintillans × nanella (S. 234). DE VRIES erklärt diese Tatsache mit Recht so, daß in jeder dieser Formen die latenten Anlagen aller übrigen

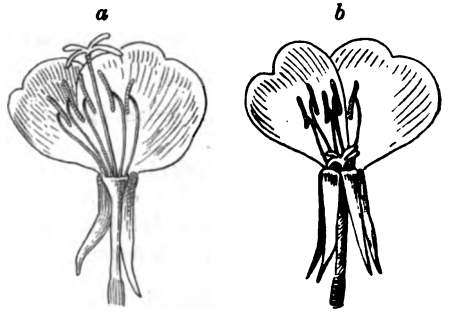


Fig. 50. Blüten von O. lamarckiana (*a*) und O. brevistylis (*b*) nach DE VRIES, 1906, S. 322.

Digitized by Google

vorhanden sind; welche von diesen etwa ein Dutzend Anlagen die Oberhand gewinnt und den Charakter der Pflanze bestimmt, hängt von nicht näher bekannten Ursachen ab. Die erblichen Eigenschaften treten also in etwa 12 verschiedenen Kombinationen auf. So wie ein Würfel 6 verschiedene Ruhelagen annehmen kann, dabei aber doch immer derselbe bleibt, so kann dasselbe Keimplasma hier in 12 verschiedenen Determinantenkonstellationen auftreten. Damit der Leser sich ein Bild über diese verschiedenen neuen Mutanten der Lamarckschen Nachtkerze machen kann, teile ich hier einiges aus der Übersicht mit, welche de Vries (1906, S. 320 ff.) gegeben hat.

A. Konstante Mutanten, welche bei Selbstbefruchtung nicht in O. lamarckiana zurückschlagen. Sie besitzen aber zum Teil die Fähigkeit, Mutanten zu erzeugen. Der Ausdruck »konstant« ist also von de Vries nicht ganz korrekt gewählt.

I. **Retrogressive »Varietäten«** (mit Ausfall eines Merkmals).

a) Oenothera laevifolia mit glatten Blättern (ohne die wellenförmigen Krümmungen der Blattspreite der O lamarckiana). Kleine Unterschiede in andern Organen. Reichliche Samenbildung. Nur auf freiem Felde gefunden. Vermag lata, nanella, elliptica zu erzeugen.

b) O. brevistylis mit sehr kurzen Griffeln, so daß die Narben tief unter den Staubbeuteln liegen (Fig. 50). Kleine andre Unterschiede. Schwache Samenbildung. Nur auf freiem Felde gefunden.

c) O. nanella, Zwergform (Fig. 49) von nur 20—30 cm Höhe (= 1/4 der Stammart), aber trotzdem sind die Blüten fast ebenso groß wie bei dieser. Vermag oblonga zu erzeugen (de Vries 1901, S. 241).

II. **Progressive »elementare Arten«** (mit neuen Eigenschaften). Sie unterscheiden sich von lamarckiana durch »kleine Unterschiede in fast allen Punkten«. Können Mutanten erzeugen.

1. *Kräftige Formen*:

d) O. gigas. Nicht größer, aber kräftiger im Wuchs als die Stammart.

e) O. rubrinervis mit roten Adern und Streifen auf den Früchten, welche freilich der Stammform nicht ganz fehlen. Blätter und Stengel sehr brüchig. Vermag lata und leptocarpa aus sich hervorgehen zu lassen.

2. *Schwache Formen*:

f) O. albida, sehr schwach, mit weißlichen schmalen Blättern. Wenig Samen.

g) O. oblonga, klein, mit schmalen hellgrünen Blättern.

3. *Nebensächliche Formen*:

h) O. semilata.

i) O. leptocarpa.

Digitized by Google

B. Inkonstante Mutanten, welche in jeder Generation in lamarckiana zurückschlagen.

III. **Mit unvollständigen Blüten.**

k) O. lata, nur mit weiblichen Organen; Staubfäden zwar vorhanden, aber fast völlig leer, und die wenigen Pollenkörner befruchten nicht. Blätter breit. Bei Befruchtung mit dem Pollen von der Stammart entstehen etwa 25 % lata und 75 % lamarckiana.

IV. **Mit vollständigen Blüten.**

l) O. scintillans, Blätter dunkelgrün, mit glatter glänzender Oberfläche. Bei Befruchtung mit dem eignen Pollen entstehen entweder 1/3 scintillans und 2/3 lamarckiana oder umgekehrt 1/3 lamarckiana und 2/3 scintillans. Erzeugt häufig oblonga, lata und nanella.

m) O. elliptica wiederholt sich selbst nur in einem kleinen Teil (0,2—15 %) seiner Nachkommen und schlägt mit allen übrigen zur Stammart zurück[1]).

Aus diesen Beobachtungen ergeben sich drei Eigenschaften als charakteristisch für die Oenothera-Mutanten, welche für die Beurteilung ihrer descendenztheoretischen Bedeutung besonders wichtig sind:

1. Sie stellen plötzliche Habitusänderungen vor, denn jede unterscheidet sich von der Stammart in einer Anzahl von Merkmalen. Diese Unterschiede sind meist so gering, daß es einiger Übung bedarf, um sie zu erkennen[2]). Sie können daher nicht — wie so oft irrtümlich behauptet wird — als Sprungvariationen gelten.
2. Die meisten von ihnen sind erblich konstant, d. h. sie schlagen bei Selbstbefruchtung nicht in lamarckiana zurück; scintillans und elliptica aber tun dies mit Vorliebe.
3. Manche besitzen die Fähigkeit, einige derselben Mutanten aus sich heraus zu produzieren, welche die Stammart abspaltet, aber in geringerem Grade als diese.

---

[1]) Der O. elliptica sehr nahe steht eine andre seltene Mutante, O. sublinearis (1901, S. 286). Sie ging stets als junge Rosette zugrunde mit einer Ausnahme, welche keimfähigen Samen aus der selbstbefruchteten Blüte lieferte. Da die Ernte nur gering war, so wurden nur 31 Nachkommen erhalten, welche eine sehr merkwürdige Zusammensetzung zeigten, nämlich 19 lamarckiana, 3 sublinearis, 2 oblonga und je eine lata, nanella, albida, gigas. Es handelt sich also hier um eine höchst inkonstante Form.

[2]) DE VRIES gibt selbst zu, daß er anfangs verschiedene Mutanten übersehen hat, und der Botaniker LOTSY (1906, S. 208) definiert eine Mutante als »eine plötzlich auftretende samenbeständige Abweichung solcher Art, daß zu ihrer Entdeckung ein geübter Blick nötig ist«.

Digitized by Google

II. Die Gesetze des Mutierens, welche DE VRIES (1901, S. 174 ff.) aus den Oenothera-Mutanten ableitet, lauten:

I. »Neue elementare Arten entstehen plötzlich, ohne Übergänge.« 1906, S. 342 wird hinzugefügt: sie »entspringen seitlich aus dem Hauptstamm«.

II. »Neue elementare Arten sind meist völlig konstant, vom ersten Augenblicke ihrer Entstehung an.«

III. »Die meisten neu auftretenden Typen entsprechen in ihren Eigenschaften genau den elementaren Arten und nicht den eigentlichen Varietäten«, d. h. eine ganze Anzahl von Organen haben neue Merkmale angenommen.

IV. »Die elementaren Arten treten meist in einer bedeutenden Anzahl von Individuen gleichzeitig oder doch in derselben Periode auf.« Dieses Gesetz ist sehr angreifbar. Da nur 1—3% Mutanten sich vorfinden, wenn alle verschiedenen Elementararten eines Jahres zusammengezählt werden, so kommt auf die einzelne Form ein sehr viel geringerer Prozentsatz. Wie der Stammbaum (S. 296) zeigt, trat gigas unter 53000 Individuen nur einmal auf = 0,0019%, rubrinervis zeigte sich 32mal = 0,06%, auf die häufigste Form oblonga fielen 350 Exemplare = 0,7%. Auf die einzelne Mutation kommt es aber natürlich an, denn jede muß sich selbst im Kampfe ums Dasein über Wasser halten. Ich verstehe nicht, wie DE VRIES bei so geringen Werten von einer »meist bedeutenden Anzahl« reden kann.

V. »Die neuen Eigenschaften zeigen zu der individuellen Variabilität keine auffälligen Beziehungen.« Unter individueller Variabilität sind hier die nichterblichen Somationen gemeint (vgl. S. 285 ff.).

VI. »Die Mutationen bei der Bildung neuer elementarer Arten geschehen richtungslos. Die Abänderungen umfassen alle Organe und gehen überall in fast jeder Richtung.«

VII. »Die Mutabilität tritt periodisch auf.«

Um das Auftreten der gleichnamigen Mutanten sowohl in den verschiedenen Generationen von O. lamarckiana wie auch — wenngleich in abgeschwächtem Maße — unter den Nachkommen der

Digitized by Google

Mutanten selbst zu erklären, nimmt DE VRIES an, daß die Fähigkeit zu mutieren und dabei ganz bestimmte, sich jedesmal wiederholende Mutanten zu erzeugen, eine erbliche Eigenschaft der Oenothera lamarckiana ist und auch auf die Mutanten vererbt wird. Jede Form enthält die Anlagen aller übrigen in latentem Zustande, aber nur eine von diesen etwa ein Dutzend Anlagen gewinnt aus irgendwelchen Ursachen die Oberhand und bestimmt den äußeren Charakter der Pflanze. Da die Neigung zum Mutieren bei den verschiedenen Mutationen in so sehr ungleichem Grade ausgeprägt ist (bei O. scintillans und sublinearis sehr stark, bei leptocarpa, nanella und oblonga schwächer, bei andern gar nicht), so scheinen solche latente Anlagen eventuell verschwinden zu können. DE VRIES vermutet, daß seine Nachtkerzen die Anlagen von laevifolia und brevistylis verloren haben, weil diese Formen nie in den Kulturen auftraten. Die Zeit, in welcher die verschiedenen Anlagen zuerst latent in der O. lamarckiana entstanden, wird als »Prämutationsperiode« bezeichnet und die Vermutung ausgesprochen, daß »eine Kombination extrem günstiger mit extrem ungünstigen Einflüssen« eine solche innere Umwandlung des Keimplasmas veranlaßt. Es läßt sich nicht angeben, ob die Prämutation der lamarckiana schon an der wilden amerikanischen Urform oder erst in Europa an der importierten Pflanze eintrat. Äußere Einflüsse unbekannter Art bewirken dann, daß die latenten Anlagen aktiv werden und die sichtbaren Mutationen hervorrufen. Es ist klar, daß diese ganze Annahme einer Prämutation äußerst hypothetisch ist.

III. Die descendenztheoretische Bedeutung der Oenothera-Mutationen. Welche Bedeutung besitzen nun die von DE VRIES entdeckten und mit solch bewundernswerter Genauigkeit studierten, angeblich neuen Formen der Nachtkerze? Die Antwort kann nur lauten, daß eine sichere Bewertung zurzeit noch nicht möglich ist. Zweifellos ist es von höchstem Interesse, zu erfahren, daß das Keimplasma eines Organismus plötzlich in einen so labilen Zustand geraten kann, daß explosionsartig eine ganze Anzahl neuer Unterarten entstehen, die sich sofort im ganzen Habitus, also in vielen Merkmalen, von der Stammform unterscheiden, die überwiegend konstant vererben und mehr oder weniger die Fähigkeit haben, in derselben Weise zu mutieren wie die Mutterpflanze. Bis jetzt herrschte allgemein die Ansicht, daß eine Art auf dem ursprünglichen Wohngebiet nur dann eine Varietät bilden könne, wenn sie unter etwas andre Bedingungen gebracht würde, z. B. vom Waldrande auf die Wiese, von der

Digitized by Google

Ebene in höhere Regionen sich ausbreitete, oder wenn die Art aktiv ihre Lebensgewohnheiten änderte. Jetzt tritt uns die völlig neue Tatsache, wie es scheint, entgegen, daß plötzlich aus sich heraus, ohne nachweisbare äußere Ursache eine ganze Schar neuer Unterarten auftritt. Dazu kommt, daß DE VRIES offenbar nicht den ganzen Reichtum an Formen, der latent in der LAMARCKschen Nachtkerze schlummert, in seinen Kulturen zu sehen bekommen hat, denn es gelang MCDOUGAL (1905, S. 32) aus Samen der Amsterdamer Pflanzen, welche im New Yorker Botanischen Garten ausgesät wurden, Oenotheren zu erzielen, welche noch 7 neue Mutationen hervorgehen ließen, neben den meisten der von DE VRIES beschriebenen. Da die Nachtkerzen in New York üppiger gediehen als in Holland, so nimmt MAC DOUGAL an, daß die Gunst der äußeren Verhältnisse die Mutabilität erhöht habe. Die dem Begründer der Abstammungslehre gewidmete Pflanze scheint also ihrem Namen wirklich alle Ehre zu machen und ein ganzes Magazin latenter Formen zu enthalten. Das ist eine so auffallende Erscheinung, daß man sich fragen muß, ob analoge Tatsachen auf andern Gebieten bekannt sind.

a) Zunächst wäre daran zu denken, daß die O. lamarckiana ein Bastard sein könne. Über ihre Herkunft ist ja nichts Sicheres bekannt, da sie in Texas bis jetzt nicht wild wiedergefunden ist. Die Urform könnte also mit einer andern Art gekreuzt worden sein und dabei eine Anzahl zusammengesetzte Merkmale gebildet haben durch Verschmelzung verwandter Erbeinheiten, die nun von Zeit zu Zeit wieder in bestimmten Kombinationen abgespalten werden. Diese Vermutung ist zuerst von BATESON (1902, S. 153, Anm.) geäußert worden, und LOTSY (1906, S. 233) hat sich ihr angeschlossen. Beide Forscher weisen darauf hin, daß für die Bastardnatur der Umstand spricht, daß Pollen und Eichen der lamarckiana zuweilen deformiert sind. BATESON fügt hinzu, daß man schwerlich Kreuzung allein für die Variabilität der Nachtkerze verantwortlich machen könnte, und dieser Auffassung möchte ich mich anschließen, denn der Zerfall der, wie BATESON sich ausdrückt »analytischen Variationen« in ihre Bestandteile ist zwar ein sehr ähnlicher Prozeß wie die Abspaltung von Mutanten, aber er spielt sich viel gesetzmäßiger ab, während die Mutanten häufig in einer Generation ganz ausbleiben. Ein gutes Beispiel eines solchen Zerfalls schildert BATESON (ibid. S. 142) von der wohlriechenden Erbse (Lathyrus odoratus) hinsichtlich der Blütenfarben:

(P = Eltern. F_1, F_2, F_3 die durch Selbstbefruchtung gewonnenen späteren Generationen.)

Digitized by Google

P:	Stanley (dunkelbraun, mit violetten Flügeln)	×	Giant White		
F_1 alle Individuen:	Giant Purple Invincible (dunkelbraun, mit blauen Flügeln)				
F_2:	Giant White	Giant Purple ohne blaue Flügel	Mars rot	Her Majesty	Her Majesty mit weiß. Flecken
F_3:	konstant	G. White, Majesty, G. Purple, neue cremefarbige Form	konstant	konstant	G. White, Majesty, Majesty mit weiß

Die Sorte Stanley besaß also offenbar eine sehr zusammengesetzte Blütenfarbe, welche durch die Kreuzung in mehrere Komponenten aufgelöst wurde, die zum Teil rein weiter züchteten, zum andern Teil imstande waren, denselben Formenkreis zu wiederholen. Hierin liegt offenbar eine große Ähnlichkeit mit dem Verhalten der O. lamarckiana.

Als ein zweites Beispiel erwähne ich die Levkojen (Matthiola)-Kreuzungen von Bateson (1906, S. 3 ff.), bei denen die Farbe der Blüten und die Haarigkeit der Blätter als zusammengesetzte Charaktere aufzufassen sind. Wenigstens lassen sich die Zahlenverhältnisse der Beobachtungsresultate gut mit der Mendelschen Regel in Einklang bringen, wenn man annimmt, daß die Blütenfarbe entsteht durch Zusammentreffen von zwei Faktoren (A u. B), Haarigkeit der Blätter entsteht durch einen Faktor (K), der aber nur aktiv wird bei Anwesenheit von $A\,B$. Ebenso wird der Purpurerreger P nur aktiv bei Anwesenheit von $A\,B$. a, b, p bedeutet eine entgegengesetzte Erbeinheit, also Fehlen von A, B, P. Die Kreuzung verlief so:

P:	weiß, glatt (enthält A, b, P, K) × hellgelb, glatt (enthält B, a, p, K)		
F_1:	purpurn, haarig (enthält A, B, P, K, a, b, p)		
F_2:	purpurn, haarig	rot, haarig	weiß, glatt
	27	9	28

Wegen der Einzelheiten muß auf das Original verwiesen werden und auf Saunders (1906). Um noch zwei zoologische Beispiele zu bringen, so hat Bateson gezeigt, daß der Walnußkamm der Malaien-Hühner, welcher aus einigen dicken Auftreibungen besteht, ein zusammengesetzter Charakter ist, welcher hervorgeht aus der Kreuzung eines Erbsenkamms (drei Längsreihen von Zacken) mit dem Rosenkamm (viele kleine Knoten auf dem platten, hinten zugespitzten Kamm, siehe Fig. 11, S. 39, oben links); werden Walnußkämme unter

Digitized by Google

sich gepaart, so zerfallen sie in der nächsten Generation in 9 Walnußk. : 3 Rosenk. : 3 Erbsenk. : 1 einfacher Kamm. — Die Farbe der sog. blauen Andalusier-Hühner (Bateson 1906, S. 20) ist ein zusammengesetztes Merkmal, welches entsteht aus der Kreuzung von schwarzen und weißen Tieren dieser Rasse. Die blauen zerfallen bei Paarung inter se in schwarze, blaue und weiße.

Man beachte, daß ein zusammengesetzter Charakter äußerlich sich nicht als solcher verrät, etwa durch intermediäre Eigenschaften, und daß man der weißen und der gelben Levkoje, die beide glatte Blätter haben, es nicht ansieht, daß Elemente latent in ihnen verborgen sind, welche bei ihrem Zusammentreffen Purpurfarbe und Haare hervorrufen. Ebenso könnten in der O. lamarckiana, wenn sie ein konstanter Bastard ist, unter Umständen die latenten Eigenschaften in bestimmten Kombinationen hervorbrechen. Um diese Möglichkeit zu widerlegen, müßte die Pflanze in ihrer Heimat als echte Wildform gefunden und gezeigt werden, daß ihr hier jede Gelegenheit zur Bastardierung fehlt. Wenn dann unter entsprechender Kultur die bekannten Unterarten auftreten würden, so könnten sie als echte Mutationen angesehen werden.

b) In der vorigen Auflage dieses Buches habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß die O. lamarckiana zu den polymorphen Arten gehöre. Man versteht unter systematischer Polymorphie die Erscheinung, daß eine Art regelmäßig aus verschiedenen Formen sich zusammensetzt, die entweder gleichzeitig (sexueller Dimorphismus, Trimorphismus und eventuell Polymorphismus der sozialen Insekten, Fig. 24, S. 110, von der Ameise *Leptothorax emersoni*, bei der nicht weniger als elf verschiedene weibliche Formen konstant vorkommen) oder nacheinander (Generationswechsel, Saisondimorphismus) auftreten. Ich möchte diese Auffassung jedoch aufgeben, weil die Regelmäßigkeit des Auftretens aller Formen in jedem Generationscyclus für die Polymorphie charakteristisch ist, den Oenothera-Mutanten aber nicht zukommt.

c) Mehr Ähnlichkeit scheinen sie mir mit denjenigen variablen Formen zu haben, welche de Vries (1906, S. 190 ff.) »beständig umschlagende Varietäten« oder »eversporting varieties« genannt hat und die hauptsächlich bei Kulturpflanzen, namentlich bei Gartenblumen beobachtet werden. Hierhin gehören die Blüten des Löwenmauls, welche in sehr wechselnder Färbung auftreten. de Vries (1901, S. 494) untersuchte Antirrhinum majus in der Varietät luteum rubrostriatum, welches gelbe Blüten mit roten Streifen besitzt, aber sehr inkonstant ist, indem die Streifen sehr verschieden breit oder

Digitized by Google

die Blüten rein rot sein können. Außerdem entstehen häufig rotblütige Zweige als Knospenvariation. Bei Selbstbefruchtung ergab sich folgende Erblichkeit:

die feinstreifigen Exemplare sind zu 95—98% erblich, geben 5—2% rote
» breitstreifigen » » » etwa 70% » » etwa 30% »
» roten » » » » 75% » » » 25% gestreifte.

Da die Stammform von Antirrhinum majus rot blüt, so sind die roten Blüten der Varietät als Rückschläge (Atavisten) zu deuten.

Zu diesen beständig umschlagenden Varietäten gehören besonders viele Anomalien: gefüllte Blüten, panachierte Blätter, Pistillodie (Umwandlung der Staubgefäße in Stempel) des Mohns, Tricotylie und Syncotylie (Dreizahl, Verwachsung der Keimblätter), Zwangsdrehungen und Fasciation (Verbreiterung) des Stengels, Ascidien (Becherbildung) der Blätter u. a. Wir verdanken DE VRIES sehr wertvolle und umfangreiche Untersuchungen über die Erblichkeit dieser Varietäten, die bald eine geringe (»Halbrassen« von DE VRIES), bald eine höhere (»Mittelrassen«) ist. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sagt man für Halbrassen besser Schwachrassen, denn halb und mittel decken sich im gewöhnlichen Sprachgebrauch. Das Charakteristische ist, daß in allen diesen Fällen auch durch andauernde Selection — soweit die Versuche von DE VRIES hierüber ein Urteil gestatten — keine völlige Konstanz zu erzielen ist. Das betreffende Organ pendelt zwischen zwei Extremen, z. B. die Blüte zwischen dem ungefüllten und gefüllten Zustande, das Blatt zwischen rein grün und stark gefleckt, hin und her, aber es gelingt nie bei diesen Varietäten, beide Zustände völlig zu trennen. Man wird wohl mit DE VRIES annehmen dürfen, daß dann zwei verschiedene antagonistische Erbeinheiten im Keimplasma stets zusammen vorkommen, eine aktive und eine latente. Die Übergänge kommen dadurch zustande, daß die aktive Anlage durch die latente mehr oder weniger beeinflußt wird. In ganz seltenen Fällen gelangen beide zur Aktivität, z. B. wenn bei Anemone coronaria dieselbe Blüte zur Hälfte gefüllt, zur andern einfach ist (DE VRIES, 1906, S. 311). Welche Anlage zur Aktivität gelangt, hängt sicherlich von inneren, aber auch von äußeren Verhältnissen ab, denn die Erfahrung lehrt, daß durch gute Ernährung der Prozentsatz der Anomalien steigt, während bei ungünstigen Einflüssen die Zahl der Atavisten, d. h. der normalen Exemplare, zunimmt. Die inkonstanten Oenothera-Mutationen haben nun offenbar eine große Ähnlichkeit mit diesen beständig umschlagenden Varietäten. Eine O. scintillans, elliptica und sublinearis

Digitized by Google

wiederholen bei Selbstbefruchtung sich selbst nur bei einem Teil der Nachkommen, während die übrigen zu einer oder zu mehreren andern Formen gehören. Ein Unterschied ist nur darin gegeben, daß jene Varietäten in einem Organ, die inkonstanten Mutationen in mehreren Merkmalen voneinander abweichen und ein bestimmter Kreis von Abweichungen jedesmal zusammen auftritt. Die Erbeinheiten müssen also in einem Korrelationsverhältnis zueinander stehen, so daß immer bestimmte Gruppen zusammen aktiv werden und den Eigenschaftenkomplex von lamarckiana oder von oblonga oder von einer andern Mutation hervorrufen. Von diesen inkonstanten Mutationen unterscheiden sich die konstanten nur graduell, indem bei ihnen die Fähigkeit zu mutieren sehr abgenommen hat, sich nicht in jeder Generation zeigt und auch nicht zu einem Rückschlag zur Stammform der O. lamarckiana führt.

Ich komme also zu folgendem Resultat. Es besteht die Möglichkeit, daß die Lamarcksche Nachtkerze ein Bastard ist und die Mutationen nicht wirklich neue Formen sind, sondern darauf beruhen, daß gewisse zusammengesetzte Charaktere der gekreuzten Arten einen Teil ihrer Komponenten unter Umständen abspalten. Will man mit dieser Möglichkeit nicht rechnen, so läßt sich die Mutabilität der **O. lamarckiana** auffassen als eine kompliziertere Form der inkonstanten, beständig umschlagenden Variabilität, die bei so vielen Kulturpflanzen beobachtet wird.

d) Kehren wir nun zur Erörterung der Hauptfrage zurück: welche Bedeutung besitzt die Mutabilität für die Entstehung der Arten, vorausgesetzt, daß sie nicht auf Bastardierung beruht?

1. Zunächst ist festzustellen, daß wir es hier wohl nicht mit einer vereinzelten Erscheinung zu tun haben. Die zahlreichen Unterarten des Hungerblümchens (Draba verna) und der Hieracium-, Salix- und Rubusarten machen es wahrscheinlich, daß solches, wie Nägeli sich ausdrückte, »gesellschaftliche Entstehen« neuer Formen des öfteren vorgekommen ist. Wo also auf demselben geographischen Gebiet ein ungewöhnlicher Reichtum nahverwandter Unterarten oder Arten angetroffen wird, da steht nichts im Wege, solche plötzliche Habitusänderungen, die auf tiefgreifender Umänderung der Keimplasma-Konstitution beruhen müssen, anzunehmen, namentlich wenn sich die Fülle der verwandten Formen nicht auf Verschiedenheiten der Lebensweisen oder der äußeren Faktoren zurückführen läßt. Daß solche Gebiete vorkommen, habe ich schon

Digitized by Google

früher (S. 68) betont. Ich erinnere ferner an die über 100 *Gammarus*-Arten, welche nach Dybowski im Baikalsee leben, an die etwa 80 Chromiden-Arten des Tanganyikasees, an den Artenreichtum der Achatinellen auf den Sandwichinseln Oahu und Molokai, und an die zahlreichen, merkwürdig bizarren Cladoceren, die G. O. Sars vom Kaspisee als Arten der Gattungen *Cercopagis* und *Apagis* beschrieben hat und von der weit verbreiteten Gattung *Bythotrephes* ableitet. Es bleibt natürlich noch zu untersuchen, wie weit biologische Isolation (s. Register) bei der Erzeugung oder Erhaltung solcher nahverwandter Formen auf demselben Gebiete mitgewirkt hat, aber die Möglichkeit ist nicht zu bestreiten, daß plötzliche Mutabilität nach Art der Oenotheren eine Hauptquelle des lokalen Artenreichtums gewesen sein kann.

Ob nun eine solche gleichzeitige Entstehung mehrerer neuer Unterarten ein seltenes oder ein häufigeres Ereignis darstellt, läßt sich zurzeit nicht beurteilen, weil wir so gut wie nichts über die äußeren Ursachen wissen, welche die Mutationen hervorrufen. Es wäre möglich, daß solche multiple Artbildung gar nicht so sehr selten eintritt, daß aber die meisten so geschaffenen Formen sich im Kampf ums Dasein nicht zu halten vermögen, da sie weniger angepaßt sind in einem oder in mehreren Organisationspunkten als die Stammart. Sehen wir doch, daß keine Mutante der O. lamarckiana diese auf dem freien Felde zu Hilversum zu verdrängen vermochte, und daß nur laevifolia und brevistylis sich hier in einer kleinen Zahl von Individuen halten konnten. Wir wissen nicht einmal, ob die Umgestaltung des Keimplasmas im Moment der Befruchtung oder später geschieht, ob sie sich zuweilen ruckweise in großen oder immer allmählich in kleinen Schritten vollzieht. Es scheint, daß diese Veränderung auch nach der Vereinigung der Keimzellen eintreten kann, denn Graf von Arnim-Schlagenthin (1907), der bekannte Getreidezüchter und Vertreter der Svalöfer Saatgut-Gesellschaft in Deutschland, hat soeben eine interessante Mitteilung veröffentlicht, wonach erblich konstante Getreide-Mutationen dadurch entstehen können, daß Kälte den Boden praktisch austrocknet, während die Sonne die Blätter zur Lebenstätigkeit anregt. In zwei Frostjahren war der Squarehead-Weizen auf vielen Feldern teils vernichtet, teils arg beschädigt worden, und nur an einigen günstigen Lokalitäten hatte er nicht gelitten. Alle Felder enthielten dasselbe Saatgut und waren daher auch bis dahin völlig gleichförmig gewesen, ebenso ist Selection oder Kreuzung oder gemischtes Material ausgeschlossen. Während der Weizen auf den geschützten Feldern sich nicht veränderte, entstanden auf den

Digitized by Google

beschädigten plötzlich mehrere Typen »mit langgestreckten glatten Ähren, mit begrannten Ähren oder mit einem samtartigen Flaum bedeckte, begrannte und unbegrannte Ähren«, welche sich als erblich konstant erwiesen. von Arnim schließt daraus, daß auch eine intensive Beeinflussung der Keimpflanze Mutationen veranlassen kann, was sich theoretisch wohl vorstellen läßt, da wir annehmen müssen, daß das Keimplasma in alle Zellen des Embryo einwandert. Sollten sich diese Beobachtungen und ihre Deutung bei kritischer Nachprüfung als richtig erweisen, so hätten wir die wichtige Erkenntnis gewonnen, daß ein vorübergehender starker Reiz gleichzeitig mehrere neue Varietäten hervorrufen kann, welche ihre Eigenschaften getreu vererben. Dann müßte multiple Artbildung kein seltenes Ereignis sein, und wenn sie nicht oft beobachtet wird, so müßte dies daran liegen, daß die meisten so entstandenen Formen dem Kampf ums Dasein nicht gewachsen sind. Gegen diese Bewertung der Mutationen als einer Quelle multipler Artbildung lassen sich zwei schwere Bedenken vorbringen, die Seltenheit der Mutanten und die Unmöglichkeit, die Entstehung der Anpassungen mit ihrer Hilfe zu erklären.

2. Die Seltenheit, d. h. die geringe Individuenzahl der Mutationen bei ihrem ersten Auftreten. Im Kampf ums Dasein spielt die Zahl der Individuen eine große Rolle. Tritt die neue Mutation sofort in einer großen Anzahl von Exemplaren auf, so vermag sie sich neben der herrschenden Form viel leichter zu halten, als wenn nur sehr wenige Vertreter derselben vorhanden sind, wobei ich annehme, daß die neue Unterart hinter der Stammart weder in den Anpassungen noch in der Fruchtbarkeit zurücksteht, daß also die Elimination nur von zufälligen Situationsvorteilen abhängt. Nehmen wir an, daß auf einem bestimmten Raum 1000 einjährige Pflanzen einer Art gedeihen können und daß darunter 1% = 10 Mutanten sind. Wenn jedes Individuum 1000 Samen produziert, so werden im nächsten Jahre 1000000 Konkurrenten vorhanden sein, von denen 999000 zugrunde gehen müssen, damit 1000 Exemplare aufkommen. Unter diesen 1000 beati possidentes sollten der Berechnung nach 10 Mutanten sein, d. h. die neue Form würde sich auf der ursprünglichen Höhe gehalten haben. Es leuchtet aber ein, daß der Zufall es sehr leicht so fügen kann, daß diese 10 sich unter den 999000 dem Tode geweihten befinden, was das Aussterben der neuen Form bedeuten würde. Selbst bei 3% Mutanten könnte dieses Ereignis sehr leicht eintreten und sich Jahr für Jahr wiederholen. Hierin liegt ein schweres Bedenken gegen die de Vriesschen Mutationen, denn in einer 10jährigen Kultur von etwa 53000 Individuen

Digitized by Google

war die häufigste nur in einem Prozentsatz von 0,7 vertreten. Weiter ergibt sich aus dieser Seltenheit der Mutanten, wie Correns (1902, S. 7) mit Recht betont hat, daß die Verdrängung der Stammart durch die Mutation nur äußerst langsam vor sich gehen kann, wenn beide Formen gleich gut organisiert sind und der Zufall keine irgendwie begünstigt. Er berechnet, daß, wenn 10000 Individuen einer einjährigen Art, die nur einen Samen produziert, auf einem Standort leben können, und wenn jährlich 1% Mutanten gebildet werden, es mehr als 900 Jahre dauern würde, bis die Stammsippe auf ein Exemplar reduziert wäre. Es fragt sich aber, ob man eine so lange Dauer der Mutationsperiode annehmen darf. Es scheint vielmehr, daß bei manchen Arten die Mutanten durchaus nicht Jahr für Jahr wiederkehren, sondern sehr vereinzelt sich zeigen. Korschinsky (1899) schreibt z. B., »Petunien werden in unsern Gärten seit den 20er Jahren unsres Jahrhunderts kultiviert, doch gefüllte Blüten wurden erst im Jahre 1853 erhalten. Cyclamen persicum wird vom Jahre 1731 an kultiviert, doch wurden gefüllte Blüten bei dieser Pflanze erst in den 50er Jahren in Gent und im Jahre 1875 in Warschau beobachtet. Ipomaea purpurea war schon im 17. Jahrhundert eine Gartenpflanze; gefüllte Blüten wurden in Paris im Jahre 1843, darauf im Jahre 1895 beobachtet.« Wenn solche Abnormitäten in Intervallen sich zeigen, könnte es für die echten Mutationen auch vielfach gelten, und sie brauchten sich nicht alle in dieser Hinsicht wie die Oenotheren zu verhalten, die in den verschiedenen Jahren übrigens auch mit sehr wechselnder Individuenzahl auftraten (siehe die Stammbäume S. 296, 297).

3. Noch ernstere Bedenken entspringen der Erwägung, daß die Mutationen der Oenotheren völlig ungeeignet sind, uns die Entstehung der Anpassungen zu erklären. Man bedenke, daß sie sich durch »kleine Unterschiede in fast allen Punkten« von der O. lamarckiana unterscheiden. Die Abänderungen betreffen also fast alle Organe, sind dabei aber völlig richtungslos. Gigas ist stärker, albida schwächer geworden in der Gesamterscheinung. Lata hat breitere, oblonga schmälere Blätter erhalten. Die Blüten sind bei gigas größer, bei rubrinervis tiefer gelb, bei scintillans kleiner und bei albida blässer geworden. Die Kapseln sind bei rubrinervis länger, bei gigas dicker, bei lata mehr gerundet, bei oblonga kleiner und bei brevistylis fast ohne Samen geworden. de Vries zieht hieraus den Schluß (1906, S. 351), »daß fast alle Eigenschaften in entgegengesetzten Richtungen variieren, und daß unsre Gruppe von Mutanten reichliches Material für den Aus-

Digitized by Google

siebevorgang der natürlichen Zuchtwahl liefert«. Ich möchte sagen, es ist zuviel Material vorhanden, so viel, daß überhaupt nichts Passendes übrig bleibt. Denn wenn jeder neue Mutationsstoß alle Organe einer Art in Mitleidenschaft zieht und sie regel- und richtungslos abändert, so ist es klar, daß keine Verbesserungen, sondern nur Rückschritte dabei herauskommen. Wenn ein Ingenieur eine Maschine dadurch zu vervollkommnen sucht, daß er an allen wichtigen Teilen aufs Geratewohl irgend eine Änderung vornimmt, so wird er immer nur traurige Resultate erleben, selbst wenn er dieses Experiment mit sehr verschiedenen Kombinationen von Abänderungen anstellt. Die Oenothera-Mutationen sind zum phyletischen Fortschritt ungeeignet, weil die Abänderungen korrelativ verknüpft sind und weil kein Organ seine eigne Entwicklungsrichtung einhalten kann. Gewiß muß jedes Organ nach allen Richtungen hin variieren können, damit in jeder Notlage wenigstens einige Individuen die Art zu erhalten vermögen; insofern muß also die Variabilität richtungslos sein. Aber jedes Organ muß in seiner Differenzierung selbständig sein, das eine muß sich progressiv, das andre regressiv verändern und das dritte lange Zeiten hindurch unverändert bleiben können. Wenn aber jede neue Mutation alle wichtigen Teile regellos umgestaltet, so können günstigstenfalls einige Verbesserungen eintreten, während die meisten Organe sich verschlechtern werden, da viel mehr Wege zum Rückschritt als zum Fortschritt führen. Das Gesamtresultat wird also ein Rückschritt sein. Tatsächlich war ja auch keine Mutation der O. lamarckiana irgendwie überlegen. Auf jenem Felde bei Hilversum traten »im wesentlichen dieselben« Formen auf wie in den Kulturen, aber sie gingen »meist bald zugrunde« (1901, S. 359). Nur zwei Habitusänderungen (laevifolia und brevistylis) hielten sich in geringer Zahl während einiger Jahre, woraus aber noch keineswegs folgt, daß sie auf die Dauer sich halten werden. Bei erschwerten Existenzbedingungen wird sicherlich brevistylis unterliegen, weil sie »fast keine Samen bildet«. So bestätigt also die Erfahrung durchaus das Ergebnis der theoretischen Erwägungen.

4. Ein letztes Bedenken knüpft sich an die DE VRIESsche Annahme, daß die Mutabilität nur periodisch auftreten und mit langen Intervallen von Konstanz abwechseln soll. Wenn damit gesagt sein soll, daß während eines solchen Intervalls kein äußerer Reiz erbliche Variationen zu erzeugen vermag, so widerspricht diese Hypothese aller Erfahrung, denn jede genau untersuchte Art hat bis jetzt gezeigt, daß sie erbliche Rassen umschließt. Acceptieren wir aber einmal diese Annahme, so würde die Möglichkeit einer Evolution

Digitized by Google

dadurch sehr eingeengt, denn da der Kampf ums Dasein beständig hin und herschwankt und bald diese, bald jene Anforderung an den Organismus stellt, so würde eine solche konstante Form sehr bald aussterben.

Ich möchte das Ergebnis unsrer Untersuchung über die descendenztheoretische Bedeutung der Mutationen, wenn darunter plötzliche Habitusänderungen nach Art der Mutanten der O. lamarckiana verstanden werden, in fast dieselben Worte kleiden, mit denen ich vor wenigen Jahren meinen Berner Vortrag geschlossen habe. Die Mutationen sind nicht das Material gewesen, welches eine Entwicklung, eine Evolution, von ursprünglich einfachen zu immer komplizierteren Lebewesen ermöglichte; sie haben also nicht die eigentlich führende Rolle in der Stammesgeschichte der Organismen gespielt. Dagegen haben sie wohl dazu beitragen können, auf einer bestimmten Stufe der Organisation den Reichtum an nahverwandten Formen zu vergrößern. Dabei scheinen sehr häufig minder gut angepaßte Unterarten zu entstehen, die dann durch die Auslese rasch entfernt werden. Die Mutationen sind aufzufassen als plötzliche Änderungen der Keimplasma-Konstitution, und äußern sich darin, daß zahlreiche Organe oder Eigenschaften in geringfügiger Weise, aber nach den verschiedensten Richtungen hin, sich verändern. Solche Keimplasma-Erschütterungen scheinen einzutreten, wenn Organismen durch Migration, Verschleppung, Domestikation oder Klimaschwankungen plötzlich in ganz neue Existenzverhältnisse geraten, denn die **O. lamarckiana** ist von Texas nach Europa verpflanzt worden, und die den echten Mutationen nahestehenden, »beständig umschlagenden Varietäten« werden besonders bei Kulturpflanzen beobachtet. Die Mutationen dürfen also nicht überschätzt werden; sie bedingen nicht die Hauptäste des Stammbaumes, sondern höchstens unbedeutende Seitenzweige.

IV. Vieldeutigkeit des Wortes „Mutation". Leider wird das Wort »Mutation« in so verschiedenem Sinne gebraucht, daß es fast wertlos geworden ist. Jedenfalls muß man, wenn von Mutationen die Rede ist, zunächst immer fragen, was darunter gemeint ist. Einige Worte zur Klärung dürften daher wohl am Platze sein.

A. Mutation im Sinne von leichter Abänderung. Bei Zoologen (und vermutlich auch bei Botanikern) aus der ersten Hälfte

Digitized by Google

des vorigen Jahrhunderts bedeutet das Wort soviel wie eine geringfügige Abänderung. So bezeichnet J. D. Hartmann in seinem Werke über die Erd- und Süßwasser-Gasteropoden der Schweiz (Bd. I, St. Gallen 1844, S. XVI) als »Spielart, Mutatio« die Verschiedenheiten, welche »nur auf einer natürlichen Farbenänderung beruhen«. Dahin gehören die verschiedenen Bänderkombinationen der Gartenschnecke. Ferner bezeichnet er die in Wäldern lebende Form von *Helix hispida*, bei der Tier und Schale besonders dunkel sind, als mutatio rubiginosa.

B. Die Mutationen der Paläontologen — Waagen (1869), Neumayr (1889), Scott (1894) — im Sinne von phyletischen Stadien, welche in geologischen Epochen aufeinander folgen.

Waagen hat bei der Untersuchung der Formenreihe des Ammonites subradiatus zuerst unterschieden zwischen »räumlichen und zeitlichen Varietäten«. Für die ersteren, also für die gleichzeitig nebeneinander an einer Art beobachteten Abänderungen will er den Ausdruck »Varietäten« beibehalten, während er die zeitlich aufeinander folgenden Evolutionsstadien als »Mutationen« bezeichnet. Die beiden andern eben genannten Paläontologen sind seinem Beispiele gefolgt. Nun liegt es auf der Hand, daß man an einer fossilen phyletischen Reihe bei reichlichem Material solche Variationen unterscheiden kann, welche zu neuen Arten geführt haben, und solche, welche keinen Einfluß auf die Evolution hatten. In diesem Sinne läßt sich also gegen eine Unterscheidung von Varietäten und Mutationen nichts sagen. Eine tiefere Bedeutung aber kommt ihr trotzdem nicht zu, denn niemand ist imstande an einer recenten Art diese Unterscheidung durchzuführen, wie schon die Vettern Sarasin (1899, S. 233) mit Recht bemerkt haben. Hier kennen wir nur »individuelle Variationen«, und welche von diesen im Laufe der Zeit verschwinden und welche bei der Transmutation sich erhalten werden, läßt sich nur in den seltensten Fällen vermuten. In meiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonen« (Teil C, S. 537) habe ich gezeigt, daß bei diesen Tieren die individuellen Variationen zum großen Teil denselben Charakter haben wie die phyletischen Veränderungen, also wie die Mutationen. Welche Variationen jedoch mit den letzteren übereinstimmen und also voraussichtlich die Grundlage einer späteren Artumwandlung darstellen, läßt sich erst auf Grund sehr detaillierter vergleichend anatomischer Studien feststellen, und auch nur dann, wenn diese letzteren zur Erkenntnis bestimmter Evolutionsrichtungen

Digitized by Google

geführt haben. Um dies an einem Beispiele zu erläutern, so besitzt die Mehrzahl der Chitonen zwei Paar Herzostien, einige hochdifferenzierte Arten drei oder gelegentlich sogar vier Paare. Wenn nun bei einer Species der ersteren Kategorie zuweilen Individuen beobachtet werden, welche auf einer Seite zwei, auf der andern drei Öffnungen zwischen Kammer und Vorkammer haben, so kann man diese Variation als eine mutative deuten. In jener Arbeit habe ich aus derartigen Beobachtungen über die Variabilität der Chitonen zwei Schlüsse gezogen: 1. »die Mutationen gehen aus individuellen Variationen hervor«; 2. »das Studium der Variabilität verwandter Arten ist ein Mittel zur Erkenntnis der gegenwärtigen phyletischen Veränderungen derselben«. Aus dem ersten Satz folgt, daß Mutationen und Variationen nicht in einem prinzipiellen Gegensatz zueinander stehen, wie die oben zitierten Forscher behaupten. Aus jeder individuellen Variation kann unter Umständen eine Mutation werden.

C. Der moderne Begriff der Mutation, wie er durch DE VRIES eingeführt ist. Auch dieser ist nicht einheitlich, sondern umfaßt verschiedenartige Variationen, die vom Standpunkt der Descendenzlehre aus sehr ungleich zu bewerten sind. DE VRIES nennt jede plötzliche, stoßartig auftretende erbliche Abänderung eine Mutation, wobei die theoretische Auffassung zugrunde liegt, daß sie durch eine ruckweis erfolgende Umgestaltung des Keimplasmas (oder seiner Teile) hervorgerufen wird. Hierbei geht DE VRIES von der unrichtigen Vorstellung aus, als ob eine Variation auch allmählich in die Erscheinung treten könnte. In Wirklichkeit stellt jede Variation, mag sie erblich oder nichterblich sein, eine einheitliche, plötzliche, schrittartige Veränderung dar, wobei der Schritt klein oder so groß sein kann, daß man ihn besser als »Sprung« bezeichnet (vgl. hierzu S. 74, 103, 107, wo auch der Gegensatz zur Fluktuation erörtert ist). Treten gleichzeitig mehrere »Schritte« auf, die sich zu einer Reihe anordnen lassen, so spricht man von kontinuierlicher Variabilität, fehlen solche »Übergänge«, von diskontinuierlicher. Eine Mutation im weitesten Sinne ist also nichts Neues und eigentlich ein ganz überflüssiger Terminus, denn er bedeutet weiter nichts als eine erbliche Variation. Die Verwirrung entsteht nun dadurch, daß der Begriff sehr oft enger gefaßt und auf sehr verschiedenartige, erbliche Variationen beschränkt wird, nämlich

1. auf Habitusänderungen nach Art der Oenothera-Mutationen, also auf gleichzeitige, erbliche, aber geringfügige und korrelativ verknüpfte Umwandlung mehrerer

Digitized by Google

Merkmale, welche erfolgt, ohne daß die Art in nachweislich neue Lebensbedingungen versetzt worden ist. Die Mutation entsteht mit andern Worten neben der Stammart auf demselben Wohngebiet, und sie hat nichts zu tun mit einer geographischen oder einer durch Änderung der Lebensweise hervorgerufenen biologischen Varietät. Höchstens könnte die Mutation infolge ihrer veränderten Organisation zu einer andern Lebensweise gezwungen werden. In diesem Sinne ist der Begriff neu und wertvoll. Die Bedeutung solcher Mutationen für die Abstammungslehre haben wir schon ausführlich geschildert.

2. auf eine Sprungvariation eines Organs oder Merkmals. Ich habe früher (S. 115 ff.) zu zeigen versucht, daß derartige intensive Variationen vorkommen, aber mehr als Ausnahmeerscheinungen der Evolution anzusehen sind.

3. auf die kleinen, überall vorkommenden erblichen Variationen eines Organs oder Merkmals, welche Darwin »individuelle oder fluktuierende« nannte. Wir beobachten sie überall in verschiedener Qualität und Quantität, wenn die Individuen einer Art hinsichtlich ihrer Vererbung genau kontrolliert werden. Ganz besonders sind sie uns vom Menschen geläufig. Wir wissen, daß manche Familien besondere Eigentümlichkeiten in der Form der Nase, der Stirn, der Finger, der Haarfarbe u. dgl. haben, und daß diese Merkmale in vielen Fällen vererbt werden. Dieselbe Erscheinung ist von Haustieren, von den Hirschen und Rehen in den Besonderheiten des Geweihes eines Reviers und von vielen andern Tieren bekannt. Ich erinnere an die schönen Untersuchungen von A. Lang (1906, S. 41), nach denen alle die kleinen Unterschiede in der Färbung unsrer Gartenschnecken erblich sind, z. B. die Formen der Bänderung, die Farben (weißlich, grüngelb, orangegelb, rot), die Intensität der Färbung, die Durchsichtigkeit, die Tüpfelstreifigkeit der Bänder, ihre Breite und die Art ihrer Verschmelzung. Es lassen sich von ihnen mit Leichtigkeit kontinuierliche Reihen zusammenstellen, die von einem Extrem zum andern führen. de Vries rechnet nun solche kleine Variationen eines Merkmals ebenfalls zu den Mutationen, z. B. wenn Capsella bursa pastoris statt flachdreieckiger Früchte kugelige bildet und dann C. heegeri genannt wird, wenn die Blätter von Lychnis vespertina ihre Behaarung verlieren, wenn sie bei Chelidonium majus und vielen andern Arten geschlitzt werden, wenn die Form der Grannen oder der Spelzen bei den Getreidearten sich etwas verändert usf. Ich zitiere für Skeptiker noch einmal de Vries, welcher von den als Muta-

Digitized by Google

tionen aufgefaßten Svalöfer Getreidearten schreibt (1906, S. 349): »Ganz geringe Schattierungen in der Farbe der Spelzen und der Körner haben sich als erblich und konstant ergeben, und so gibt es jetzt in Svalöf rötlichgelbe, gelbe, strohgelbe, gelbweiße, graulichweiße und anderseits braune, gelbbraune, graubraune, zimtbraune, kastanienbraune, schwarzbraune und rein schwarze, völlig einförmige und konstante Hafersorten, jede mit ihren besonderen Vorzügen für die Praxis.« Nennt man nun jede kleine erbliche Variation eine »Mutation«, so ist gegen die Mutationstheorie selbstverständlich nichts einzuwenden, denn sie sagt genau dasselbe wie die Darwinsche Selectionslehre. Es können nun sicherlich bei einigen Individuen gleichzeitig mehrere Merkmale abändern, diese würden dann einen Übergang zu den sub 1 erwähnten Habitusänderungen bilden. Ebenso sind die Sprungvariationen nicht scharf von den Fluktuationen zu trennen, da der eine Forscher als Sprung ansieht, was der andre als Schritt beurteilt, und da ferner die neue Varietät in einem Organ sprungartig und gleichzeitig in einigen andern Merkmalen unbedeutend sich verändert haben kann.

Sollen wir nun wegen dieser Vieldeutigkeit und wegen der eventuellen Übergänge den Terminus »Mutation« völlig verwerfen? Dazu kann ich mich nicht entschließen, denn die de Vriesschen Beobachtungen an den Oenotheren bilden eine so wichtige Erweiterung unsrer Erkenntnis, daß der mit ihnen verbundene Begriff nicht zu entbehren ist. Aber um die schon vorhandene Verwirrung nicht zu vergrößern, sondern tunlichst aufzuheben, sollte der Begriff auf diese und ähnliche Fälle beschränkt werden. So gelangen wir zu folgender

Übersicht der organischen Abänderungen (Variationen):

I. Nicht erbliche Abänderungen = Somationen.

Sie werden von de Vries irrtümlich »Fluktuationen« genannt, von Darwin und Haeckel nicht weiter beachtet, da sie für die Abstammungslehre bedeutungslos sind (vgl. S. 74 und 287). Nägeli und andre Botaniker nennen sie »Standorts-Modificationen«. Viele Systematiker bezeichnen sie als »formae« (forma alpestris, lacustris usw.).

II. Erbliche Abänderungen = Blastovariationen.

1. Sprungblastovariationen = sehr intensive, progressiv oder regressiv auftretende Abänderungen meist nur eines Merkmals, die nur an einem Individuum oder einigen wenigen ursprünglich sich

Digitized by Google

zeigen und sehr oft den Charakter einer Anomalie oder Mißbildung tragen. Von geringer Bedeutung für die natürliche Artbildung. Näheres siehe S. 117—120.

2. Mutationen = Habitusänderungen, die sich in geringfügiger Veränderung mehrerer bis vieler Merkmale äußern nach Art der Mutationen der Oenothera lamarckiana. Diese Abänderungen treten immer zusammen auf infolge korrelativer Verknüpfung; daher fehlen Übergänge zwischen den Mutationen derselben Art. Mutationen erscheinen als große Seltenheiten, sind aber bei Reinzucht in hohem Maße erblich. Sie erhöhen den Reichtum an nahverwandten Formen, führen aber nicht zu Anpassungen und haben daher für die Evolution nur eine untergeordnete Bedeutung. Näheres siehe S. 301 ff.

3. Fluktuationen oder Schrittblastovariationen = Kleine Veränderungen, die den Habitus nicht wesentlich umgestalten, sondern nur ein Merkmal oder einige wenige des einzelnen Individuums betreffen. Sie erweisen sich, wenn man viele Individuen einer Art vergleicht, als äußerst mannigfaltig, da sie an allen Organen auftreten und in Qualität und Quantität nach allen Richtungen auseinander gehen und häufig Übergänge bilden. Eine bestimmte Fluktuation wird entweder bei wenigen Individuen angetroffen (Singularvariation) oder bei vielen (Pluralvariation). Sie werden von Darwin zusammengefaßt als »individuelle fluktuierende Variabilität«, da sie häufig dem einzelnen Individuum sein besonderes Gepräge geben, und bilden das Hauptmaterial der Evolution. Hierfür sind sie besonders geeignet, weil sie richtungslos sind und weil jede Fluktuation selbständig und ohne korrelative Verknüpfung ist. So ist stets die Möglichkeit einer Steigerung in der Richtung größerer Anpassung vorhanden. Die Erblichkeit der Fluktuationen ist sehr häufig geringer als bei den Mutationen, und bei den sogenannten »beständig umschlagenden Varietäten« gelingt es nie, völlige Konstanz zu erzielen. Man spricht dann von »Schwachrassen«, wenn die Erblichkeit unbedeutend ist und nur wenige Prozente beträgt, und von »Mittelrassen«, wenn sie etwa 50 % ausmacht. Worauf diese Erblichkeitsunterschiede beruhen, ist unbekannt.

Schon in meinem Berner Vortrage habe ich auf diese Erblichkeitstufen hingewiesen und versucht, sie zur Abgrenzung der Somationen (= 0 %), der Fluktuationen (1—50 %) und der Mutationen (50—100 %) zu benutzen. Diese prozentualischen Werte waren wohl verfrüht, und ich möchte nicht länger an ihnen festhalten; aber die Tatsache kann nicht geleugnet werden, daß bei Selbstbefruchtung bzw. bei Kreuzung inter pares die verschiedenen Fluktuationen sich

Digitized by Google

sehr ungleich hinsichtlich ihrer Erbkraft verhalten. Dieselbe Fluktuation kann sogar, wie DE VRIES von der Tricotylie gezeigt hat, als Schwachrasse und als Mittelrasse auftreten, ohne daß diese morphologisch zu unterscheiden wären.

Zum Schlusse möchte ich noch einmal betonen, was schon oben hervorgehoben wurde, daß sich die drei Kategorien der erblichen Abänderungen: Sprungvariationen, Mutationen und Fluktuationen weder begrifflich noch in praxi scharf sondern lassen. Wir machen diese Unterscheidungen, um unserm Bedürfnis nach Übersicht zu genügen, aber die Natur kennt bloß das eine Gebiet der Keimplasma-Änderungen, die sich für unser Auge bald in großen, bald in kleinen, in einfachen oder in vielfachen Veränderungen manifestieren. FOCKE (1907, S. 74) hat soeben bekannt gegeben, daß Datura tatula in seinen Kulturen den blauen Farbstoff von Jahr zu Jahr mehr und mehr verlor, so daß er schließlich die echte Datura stramonium erhielt. DE VRIES hingegen hält die letztere Form für eine Mutation, die immer sprungartig aus tatula hervorgehen soll. In dem folgenden Abschnitt über die Erblichkeit werde ich zu zeigen suchen, daß es wahrscheinlich auch keine scharfe Grenze zwischen Blastovariationen und Somationen gibt.

V. Einige Bemerkungen zu der de Vriesschen Gliederung des Artbegriffs. Die »Art« ist in erster Linie ein physiologischer Begriff, denn er setzt voraus 1. Gleichheit der Individuen, solange die äußeren Verhältnisse sich gleich bleiben; 2. unbegrenzte Vermehrungsfähigkeit der Artgenossen untereinander. Durch dieses letztere Moment wird die Art zu einer natürlichen Einheit, die unabhängig ist von dem Bedürfnis der Menschen, sich in dem Chaos der Formen zurecht zu finden. Ich vertrete daher seit Jahren folgende Definition in meinen Vorlesungen: »Zu einer Species gehören alle Individuen, welche sich andauernd fruchtbar untereinander fortpflanzen und voneinander erzeugt werden können und bei gleichen äußeren Bedingungen auf korrespondierenden Alters- oder Generationsstufen (wegen des Generationswechsels) annähernd dieselben Merkmale zeigen[1]). Hierin

[1]) In meiner Cerion-Arbeit (PLATE, 1907) habe ich diese Definition noch etwas erweitert und geschrieben: »Zu einer Art gehören sämtliche Exemplare, welche der in der Diagnose festgestellten Form entsprechen, ferner sämtliche davon abweichende Exemplare, die mit jenen durch häufig auftretende Zwischenformen innig verbunden sind, ferner alle, die mit den vorgenannten nachweislich in genetischem Zusammenhang stehen oder sich fruchtbar mit ihnen paaren.«

Digitized by Google

liegt zugleich ausgedrückt, daß eine scharfe morphologische Definition einer Art überhaupt nicht möglich ist, ein Schluß, welcher einen der wichtigsten Beweise für die Richtigkeit der Abstammungslehre bildet.

Die Art in dem hier skizzierten Sinne ist die Linnésche binäre Species. An dieser sollte meines Erachtens unbedingt festgehalten werden, sowohl aus den genannten physiologischen Gründen, wie auch aus praktischen, um nicht die Menge der Arten unübersehbar zu machen, indem jede kleine Variation binär benannt wird. de Vries ist andrer Ansicht. Die Linnésche »Großart« oder »Kollektivart« hat nach ihm nur Bedeutung für den praktischen Floristen. Die wissenschaftliche und natürliche Einheit des Systems aber seien die Mutationen, die plötzlichen, in fast allen Organen differierenden Habitusänderungen. Diese seien die wahren »elementaren Arten«. Daher schreibt er auch Oenothera laevifolia, O. gigas usw., nicht aber O. lamarckiana laevifolia, O. lamarckiana gigas usw. Diese Auffassung halte ich nicht für richtig, denn

1. kreuzen sich Mutationen beständig untereinander, wenn nicht, wie bei manchen Pflanzen (Draba verna, Erbsen, Weizen, Gerste, Hafer usw.), Selbstbefruchtung vorherrscht, was für Tiere ausgeschlossen ist. Selbst wenn dann solche Kreuzungen sofort sich in der ersten Generation spalten in die beiden elterlichen Mutanten, so ist doch damit der Beweis geliefert, daß sie zu einer natürlichen Einheit gehören.

2. wäre es sehr unpraktisch, jede Mutation als Einheit des Systems binär zu benennen. Man denke an die etwa 200 Elementararten von Draba verna, an die noch größere Zahl des Weizens! Nicht nur der Praktiker, sondern auch der Gelehrte hat ein dringendes Bedürfnis, die Natur nicht komplizierter darzustellen als sie ist.

3. sprechen descendenztheoretische Erwägungen dagegen. Wir sahen oben, daß die Mutationen nicht das Material der natürlichen Evolution abgeben oder doch nur in seltenen Fällen. Unter einer »elementaren Art« wird man jedoch immer das Hauptelement der phyletischen Differenzierung verstehen, was ja de Vries auch tut. Ist man von der Unhaltbarkeit dieser Vorstellung überzeugt, so wird man die Bezeichnung »elementare Art« für eine Mutation im Sinne einer plötzlichen Habitusänderung ablehnen müssen.

Digitized by Google

In Gegensatz zu den »elementaren Arten« stellt DE VRIES die »Varietäten«. Während jene ausgezeichnet sein sollen durch den plötzlichen Erwerb neuer Erbeinheiten (Pangene) im Keimplasma, wird bei den Varietäten entweder ein Pangen latent (inaktiv) oder eine latente Einheit wird wieder aktiv. So ergeben sich für ihn drei Modi der Artbildung:

a) die progressive = Erwerb neuer Erbeinheiten, was die Entstehung von Mutationen (elementaren Arten) veranlaßt. Unter Umständen genügt eine Einheit, um äußerlich mehrere neue Merkmale auszulösen. Durch das Auftreten der neuen Anlage des betreffenden Organs geht die alte nicht verloren, sondern bleibt latent im Keimplasma verborgen.

b) die retrogressive = Entstehung einer Varietät durch Latentwerden einer Anlage, was Verlust der zugehörigen Eigenschaft (z. B. des Pigmentes, der Behaarung usw.) bedeutet.

c) die degressive = Entstehung einer Varietät durch Aktivierung einer latenten Anlage, wodurch eine Eigenschaft der Vorfahren (Atavismus) oder verwandter Arten, die sie von einem gemeinsamen Vorfahren bekommen haben, sichtbar gemacht wird.

Obwohl praktisch diese »Varietäten« unsre Fluktuationen und einen Teil der Sprungvariationen umfassen, und obwohl jeder, der die Annahme von Erbeinheiten überhaupt für zulässig hält, die Möglichkeit des Latentwerdens einer aktiven Anlage und der Neuaktivierung latenter Pangene zugeben wird, so scheint es mir nicht richtig, den Begriff der Varietät in dieser Weise einzuengen. Bis jetzt bedeutet Varietät so viel wie erbliche Variation, beide Ausdrücke sind synonym, höchstens daß manche Forscher nur dann von »Varietäten« sprechen, wenn die betreffende Variation bei einer größeren Anzahl von Individuen auftritt. Jene ganze Unterscheidung ist viel zu theoretisch, um praktischen Wert zu haben, denn sie rechnet mit dem Verhalten von unsichtbaren und unkontrollierbaren Elementen, den Erbeinheiten. Auf eine so unsichere Basis darf ein so realer und praktischer Begriff, wie der der Varietät es bis jetzt gewesen ist, nicht gestellt werden, sonst verliert er jede Bedeutung. Die O. laevifolia hat glatte Blätter und nicht die wellenförmigen Krümmungen der lamarckiana. Daher faßt sie DE VRIES als retrogressiv auf. Da Blätter bei den meisten Pflanzen glatt sind,

Digitized by Google

so kann man sie ebensogut als degressiv bezeichnen und behaupten die glatte atavistische Anlage sei wieder zum Vorschein gekommen. Mit demselben Recht läßt sich vermuten, die einmal gegebene Anlage habe sich in ihrem chemischen Aufbau oder in ihrer Struktur geändert und dadurch seien die Blätter glatt geworden, oder es sei eine neue Anlage aufgetreten und habe die alte verdrängt. Dann würde progressive Artbildung vorliegen und wir hätten es nicht mehr mit einer Varietät, sondern mit einer Mutation zu tun. Die Schwänze an den Hinterflügeln vieler Tagfalter kommen, wie Eimer gezeigt hat, dadurch im Laufe der Phylogenie zustande, daß das Material des Flügels gleichsam umgelagert wird; es verlängert sich die Spitze der Hinterecke unter gleichzeitiger Einschnürung an der Basis. Also Verlust und Progression nebeneinander bei derselben Variation. Bei de Vries fehlt vollständig der so nahe liegende Gedanke, daß die meisten Variationen dadurch zustande kommen, daß die betreffende Anlage sich selbst etwas verändert hat; sie wird nicht latent, und sie wird auch nicht durch eine ganz neuentstandene (woher?) Anlage verdrängt, sondern sie ändert sich selbst und damit die zugehörigen äußeren Eigenschaften. Der fünfzehige Fuß des *Phenacodus* ist im Laufe der Jahrtausende zum einzehigen Pferdefuß geworden. Welche Fülle von Veränderungen hat jeder Knochen hierbei durchlaufen? Soll nun jedes Stadium von jedem Knochen jetzt noch latent im Keimplasma des Pferdes schlummern? Diese Annahme ist unmöglich. Welche organischen Kräfte sollten imstande sein, diese unendliche Schar von Anlagen in Ordnung zu halten! Wir müssen also annehmen, daß die meisten Anlagen sich selbst verändern und nur ein kleiner Teil durch ganz neue ersetzt wird, wobei die alten latent werden. Hiermit steht im Einklange, daß Rückschläge ja immer verhältnismäßig selten sind. Zeigt sich einmal ein Rückschlag auf eine sehr weit zurückliegende Ahnenform — erhält z. B. ein Pferd einen hipparion-artigen dreizehigen Fuß —, so braucht nicht die uralte Anlage aktiv geworden zu sein, sondern es ist ebensogut denkbar, daß die recente Anlage sich zufällig so verändert hat, daß ein dem früheren Verhalten ähnlicher Zustand resultierte.

Ich resümiere: Die Unterscheidung einer progressiven, retrogressiven und degressiven Artbildung ist als Hypothese gewiß zulässig, aber in jedem speziellen Falle ist sie zu unsicher, um ein brauchbares Mittel zur Trennung von Varietäten und Mutationen zu gestatten.

Digitized by Google

VI. Zusammenfassung der Kritik der Mutationstheorie.

1. Die Mutationstheorie ist eine modifizierte, und zwar etwas eingeengte Selectionstheorie. Sie rechnet nur mit blastogenen Variationen, während Darwin im Sinne von Lamarck die Möglichkeit einer Vererbung somatogener Abänderungen zugab.

2. Dasjenige Moment, welches de Vries beständig gegen Darwin hervorkehrt, daß Selection von fluktuierenden individuellen Variationen nicht zu erblicher Konstanz führt, beruht auf einem Mißverständnis und auf einer Begriffsverwechselung von de Vries. Er braucht das Wort »fluktuierende Variation« in einem ganz andern Sinne als Darwin. Letzterer versteht darunter kleine erbliche Abänderungen, während die Fluktuationen von de Vries die nichterblichen Abweichungen sind, mit denen sich Darwin überhaupt nicht befaßt hat und die selbstverständlich durch Selection nicht gefestigt werden können.

3. Der Ausdruck »fluktuierende oder individuelle Variation« ist in Zukunft wieder in dem älteren Darwinschen Sinne zu brauchen. Die nicht erblichen Abänderungen sind als »Somationen« zu bezeichnen.

4. Die Mutationen der Oenothera lamarckiana sind Habitusänderungen, die in vielen Organen, aber meist nur in unbedeutendem Grade, von der Stammform abweichen. Sie sind bei Selbstbefruchtung in hohem Maße konstant, vermögen aber selbst zu mutieren und denselben Formenkreis aus sich zu erzeugen. In jeder Mutation scheinen also, wie auch in der O. lamarckiana, die Anlagen aller übrigen Mutanten latent zu schlummern.

5. Es läßt sich nicht entscheiden, ob jene Mutationen zum ersten Male in Holland auftraten, also hier in statu nascendi beobachtet wurden, wie de Vries annimmt, oder ob die Eigenschaft der Mutabilität schon der amerikanischen Wildform zukommt. Daher ist die Behauptung unrichtig, daß die Oenothera-Mutanten den ersten experimentellen Beweis der Richtigkeit der Abstammungslehre erbracht haben.

6. Es besteht die Möglichkeit, daß die O. lamarckiana ein Bastard ist, und daß die Mutationen darauf beruhen, daß gewisse zusammengesetzte Charaktere der gekreuzten Arten einen Teil ihrer Komponenten in bestimmten Kombinationen abspalten. Will man diese Eventualität nicht gelten lassen, so läßt sich die Mutabilität auffassen als eine kompliziertere Form der inkonstanten Variabilität, die bei so vielen Kulturpflanzen beobachtet wird.

Digitized by Google

7. Die descendenztheoretische Bedeutung solcher Mutationen darf nicht überschätzt werden. Sie können im besten Falle die Zahl nahverwandter Formen auf demselben Wohngebiet ohne den Zwang biologischer Isolation vermehren. Durch Mutabilität werden aber höchstens unbedeutende Seitenzweige des Stammbaumes geschaffen. Die Mutationen können nicht als das Hauptmaterial der Evolution gelten, weil sie erstens viel zu selten sind und zweitens nicht eine Ableitung der Anpassungen gestatten, denn die Eigenschaften jeder Mutation sind korrelativ verbunden, und es fehlt ihnen daher die Unabhängigkeit und Selbständigkeit der phyletischen Differenzierung. Treten aber an einer Mutation Fluktuationen auf, so können diese den Ausgangspunkt einer weiteren Evolution abgeben.

8. Um Mißverständnisse zu vermeiden, sollte der Ausdruck »Mutation« im obigen Sinne gebraucht, aber nicht auf Sprungvariationen und auf Fluktuationen ausgedehnt werden. Er verliert jeden Wert, wenn er für jede erbliche Variation verwandt wird.

9. Es ist nicht richtig, eine Mutation als eine »elementare Art« zu bezeichnen, denn sie bildet nicht das Element der Artbildung. Die Unterscheidung einer progressiven, retrogressiven und degressiven Artbildung ist als Hypothese zulässig, aber in jedem speziellen Falle zu unsicher, um »Varietäten« und »Mutationen« zu sondern.

10. Die drei Kategorien der erblichen Variationen: die Sprungvariationen, die Mutationen und die Fluktuationen, lassen sich nicht scharf gegeneinander abgrenzen, weder begrifflich noch in praxi.

IV. Kapitel:

Die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl: Erblichkeit, Variabilität und Isolationsmittel.

Damit die natürliche Zuchtwahl auf die Individuen einer Art einwirken kann, müssen verschiedene Bedingungen erfüllt sein, die im folgenden kurz besprochen werden sollen, soweit sie nicht schon früher behandelt wurden.

I. Es muß ein Geburtenüberschuß vorhanden sein, d. h. jedes Elternpaar muß mehr als zwei Nachkommen erzeugen, damit

Digitized by Google

eine Überproduktion an Individuen stattfindet und somit reichliches Material zur Auslese vorliegt. Dieser Überschuß ist zweifellos in der Natur fast immer vorhanden, selbst bei Arten mit sehr niedriger Vermehrungsziffer. Diese Tatsache ist so allbekannt und schon so oft an Beispielen geschildert worden, daß ich nicht näher darauf eingehe.

II. Es muß Variabilität vorhanden sein, damit durch den Kampf ums Dasein die besser organisierten Individuen von den schlechteren gesondert werden können.

III. Die Eigenschaften der siegreichen Individuen müssen auf die Nachkommen übergehen können, d. h. sie müssen entweder von vornherein erblich sein oder sie müssen allmählich erblich werden können.

IV. Es muß Isolationsmittel geben, durch welche eine zunächst nur in wenigen Individuen auftretende Variation vor Kreuzung mit der Stammform und vor Ausrottung durch diese bewahrt wird, um auf diese Weise zu einer Varietät oder Rasse heranzuwachsen.

I. Erblichkeit.

Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften und die wichtigsten Vererbungsgesetze bei Kreuzungen.

A. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich schon wiederholt (siehe S. 146 ff.) angedeutet, wie außerordentlich wichtig die Frage ist, ob die Veränderungen, welche ein Organismus während seines Lebens durch die auf ihn einwirkenden Reize erleidet, unter Umständen auf die Nachkommenschaft übergehen können, oder ob eine solche Annahme auf Grund experimenteller Erfahrungen und theoretischer Erwägungen abzulehnen ist. Kaum eine andre Streitfrage der Biologie wird gegenwärtig so lebhaft diskutiert wie diese, und sie scheidet zusammen mit der Frage nach der Bedeutung der Selection für die Bildung neuer Arten die Biologen in drei Heerlager, deren wichtigste Vertreter hier genannt sein mögen:

1. in die strengen Lamarckianer, welche jene Vererbung zugeben, die Selection hingegen ablehnen. Hierhin gehören namentlich viele Paläontologen (Cope, Osborn, Jäkel), ferner Eimer, Kassowitz, Wolff, Pauly, Francé, Haacke, O. Hertwig, Spencer, Tornier, Fischer, Cunningham u. a.;

Digitized by Google

2. in die strengen Selectionisten oder Neodarwinisten, welche nur mit der Selection angeborener Merkmale rechnen. Hierhin sind zu zählen: Galton, Wallace, Weismann, Nägeli, Strasburger, Kölliker, de Vries, Ziegler, Goette, Spengel, Guenther, Detto, Emery, Th. Morgan, Delage, Jensen u. a.;
3. in die Darwinisten alten Stils, welche, ebenso wie Darwin selbst, beide Prinzipien anerkennen. Hierhin sind folgende Biologen zu rechnen: Haeckel, Semon, v. Wettstein, Hatschek, Roux, Romanes, Lang, Lotsy u. a. Es ist eine der Hauptaufgaben dieses Buches, diese Auffassung unsres großen englischen Meisters als die auch gegenwärtig noch zu Recht bestehende nachzuweisen, um damit jeder einseitigen Beurteilung der Lebewesen vorzubeugen.

Im folgenden sollen die Gründe kurz zusammengestellt werden, welche mich zu einer Zurückweisung der Weismannschen Vererbungslehre veranlassen, wobei ich aber zugebe, daß eine völlig sichere Entscheidung dieser Frage zurzeit noch nicht möglich ist, da es noch an einwandfreien Experimenten fehlt und wir uns daher zum Teil mit deduktiv aus den Tatsachen abgeleiteten Schlüssen begnügen müssen, die natürlich nicht die Beweiskraft von Experimenten haben. Es ist ein großes Verdienst von Weismann, durch seine scharfsinnige Kritik diese Lücken unsrer Kenntnis aufgedeckt zu haben. Immerhin gibt es eine Reihe von Beobachtungen und von allgemeinen Erwägungen, welche meines Erachtens die Wage der Warscheinlichkeit nach einer Seite hinabdrücken und dafür sprechen, daß somatische Erwerbungen unter Umständen vererbt werden können.

I. Begriff und Nachweis der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft.

Als »Vererbung« wird die regelmäßige und von der Außenwelt unabhängige Wiederholung von Eigenschaften in den aufeinander folgenden Generationen durch die im Ei selbst schlummernden Kräfte bezeichnet. Kehren die Eigenschaften wieder, weil sie in jeder Generation durch dieselben äußeren Reize hervorgerufen werden (z. B. bei Pflanzen besondere Größe infolge starker Düngung, oder bei Schmetterlingen eine bestimmte Färbung infolge bestimmter Temperatureinflüsse), so sprechen wir nicht von Erblichkeit, sondern von nichterblicher Variabilität. Das Charakteristische der Vererbung liegt also weniger in dem periodischen Auf-

Digitized by Google

treten, als vielmehr in den inneren Ursachen dieser regelmäßigen Wiederkehr. Ganz allgemein kann man sagen, daß Variabilität durch das Schwanken der äußeren Faktoren, Erblichkeit durch die Konstanz der inneren Faktoren verursacht wird. Eine ganz scharfe Grenze zu ziehen zwischen beiden Gebieten, ist kaum möglich, da ja alle inneren Entwicklungsfaktoren von gewissen äußeren Bedingungen (Sauerstoff, Feuchtigkeits- und Temperaturgrad der Umgebung u. a.) abhängen.

Der Begriff der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft setzt voraus, daß diese Eigenschaft neu aufgetreten ist während der Ontogenie oder während des postembryonalen Lebens, und daß sie nicht »ererbt« oder »angeboren« ist. Wenn eine Schwiele dadurch zum ersten Male hervorgerufen wird, daß die betreffende Hautstelle wiederholt gedrückt wurde, oder wenn ein Muskel eine ungewöhnliche Größe infolge intensiver Übung erlangt, so handelt es sich um eine »erworbene« Eigenschaft. Tritt diese Schwiele hingegen schon beim neugeborenen Tier ohne jeden äußeren Reiz auf, wie etwa am Knie der Kamele, so muß sie ererbt oder angeboren sein. Im letzteren Falle muß sie bedingt worden sein durch das »Keimplasma«, d. h. durch die für jede Tierart charakteristische Substanz der Keimzellen, wobei es zunächst gleichgültig ist, ob man sich diese Bedingtheit ganz allgemein denken will als veranlaßt durch die chemische Konstitution des Keimplasmas oder ob man sie spezieller zu begründen sucht durch die Annahme specifischer »Anlagen« (Erbeinheiten, Determinanten von Weismann, Pangene von Darwin und de Vries), welche mosaikartig das Keimplasma zusammensetzen und auf Grund ihrer chemisch-physikalischen Kräfte die Merkmale hervorrufen. Die Keimzellen bilden nach dieser Auffassung einen Gegensatz zum übrigen Körper, dem Soma. Die vom Keimplasma ausgelösten Eigenschaften gelten als »ererbt«, »angeboren« oder als »blastogen« (Weismann), die am Körper unabhängig vom Keimplasma auftretenden Eigenschaften gelten als »erworben« oder »somatogen« (Weismann). Eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft kann also nur bedeuten, daß eine neu aufgetretene Eigenschaft in der ersten Generation nachweislich somatogen, in der nächsten oder einer späteren hingegen blastogen ist. Es muß, mit andern Worten, der Außenreiz, welcher die neue Eigenschaft hervorrief, auf irgend eine Weise auch die Keimzellen derartig verändert haben, daß sie dieselbe Eigenschaft bei ihrer ontogenetischen Entwicklung wieder hervorriefen; es muß eine »gleichsinnige« oder »adäquate« Veränderung im Soma und im Keimplasma eingetreten sein. Der Begriff der Vererbung erworbener

Digitized by Google

Eigenschaften involviert aber keine bestimmte theoretische Vorstellung über den Modus dieser gleichsinnigen Veränderung, und er darf auch nicht beschränkt werden auf solche Veränderungen, die durch eine bestimmte Qualität von Reizen (etwa Gebrauchsreize) hervorgerufen werden. Es ist gleichgültig, ob die somatische Veränderung durch Gebrauch, Nichtgebrauch, Temperatur, Nahrung oder sonstwie bewirkt wurde, wenn nur gezeigt werden kann, daß sie in einer späteren Generation in demselben oder in abgeschwächtem Grade als blastogenes Merkmal aufgetreten ist.

Bei dem Nachweis einer somatischen Vererbung (wie ich mich kurz ausdrücken will) sind zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem, ob die betreffende Eigenschaft experimentell erzeugt wurde und also ganz jungen Datums ist, oder ob sie schon seit Generationen zu den erblichen Merkmalen gehört und nun durch theoretische Erwägungen entschieden werden soll, wie sie seinerzeit erworben wurde bei ihrem ersten Auftreten.

A. Bei einer experimentell hervorgerufenen Eigenschaft hat sich dieser Nachweis auf folgende drei Punkte zu erstrecken:

1. muß eine Eigenschaft am Soma durch einen bekannten Reiz (Originalreiz) hervorgerufen worden sein;
2. muß diese Eigenschaft völlig neu sein, es darf sich also nicht um die Aktivierung einer latenten Anlage (Rückschlag, Atavismus) handeln;
3. in der nächsten oder einer späteren Generation muß sich dieselbe Eigenschaft zeigen trotz fehlenden Originalreizes.

Aus dieser Übersicht geht hervor, wie schwierig ein völlig einwandfreies experimentelles Beispiel einer Vererbung einer somatogenen Veränderung zu erbringen ist, denn ein extremer Neodarwinist wird stets den Verdacht auf Atavismus hegen oder er wird vermuten, der Originalreiz sei nicht richtig erkannt worden und die wirkliche Ursache der Veränderung habe in beiden Generationen ihren Einfluß auf das Soma ausgeübt oder endlich, er wird sagen, die betreffende Eigenschaft sei zwar neu, aber sie stehe in keiner Beziehung zu dem angeblichen Originalreiz, sondern sei von vornherein durch eine zufällige Veränderung des Keimplasmas bedingt worden (vgl. Semon, 1907, S. 5 ff.). Hat man alle diese Möglichkeiten entkräftet, so wird er den Begriff der Vererbung erworbener Eigenschaften vielleicht noch will-

Digitized by Google

kürlich einengen auf die funktionellen Reizwirkungen, um auf diese Weise die Position zu halten.

B. Noch schwieriger ist der Nachweis zu erbringen, wenn es sich nicht um eine neue, experimentell erzeugte Veränderung handelt, sondern um irgend eine erbliche Bildung, deren phyletische Entstehung sich zwar nicht mehr sicher ermitteln läßt, wo es jedoch zu entscheiden gilt, ob die größere Wahrscheinlichkeit für einen blastogenen oder somatogenen Ursprung spricht. Will man auf diesem Gebiete die Möglichkeit einer Vererbung einer erworbenen Eigenschaft beweisen, so darf man nur ein Merkmal auswählen, welches nicht nützlich ist, um das Eingreifen der Zuchtwahl auszuschließen. Solche Beispiele sind nicht leicht zu finden, da selbst kleine Veränderungen (vgl. S. 81 ff.) die allergrößte Bedeutung für die Existenzfähigkeit einer Art haben können und gewisse Merkmale zwar gegenwärtig bedeutungslos, aber auf früheren phyletischen Stadien selectionswertig gewesen sein können. Der Wahrscheinlichkeitsbeweis einer derartigen Vererbung hat sich also dann darauf zu erstrecken, daß

1. die betreffende Bildung entweder seit ihrem ersten Auftreten indifferent oder schädlich gewesen sein muß, oder daß wenigstens von einer bestimmten phyletischen Stufe an — man denke an die rudimentären Organe — diese Prädikate zutrafen;
2. die betreffende Bildung oder Veränderung nicht auf zufälliger blastogener Variabilität beruht haben kann, sondern somatogenen Ursprunges gewesen sein muß.

Dieser Einwand einer zufälligen Keimesvariation wird sich für eine in der Phylogenie plötzlich entstandene Bildung (plötzlicher Verlust der Hörner, plötzliches Auftreten eines gleichgültigen Färbungsmerkmals) nie ausschließen lassen, wohl aber bei einem über viele Generationen derselben Art sich erstreckenden Umwandlungsprozeß, da eine andauernde Wiederholung solcher zufälliger Keimesvariationen nicht angenommen werden kann. Es kommen also für die Beweisführung nur solche indifferente oder schädliche Eigenschaften in Betracht, die nicht plötzlich, sondern allmählich im Laufe von Generationen entstanden sein müssen oder wo aus andern Gründen der blastogene Ursprung ausgeschlossen werden kann.

Digitized by Google

Wir werden im folgenden sehen, daß es tatsächlich für jede Kategorie einwandfreie Beispiele für eine somatische Vererbung gibt, und daß wir dieses Prinzip daher auch auf solche Fälle mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ausdehnen dürfen, wo sich dieser Nachweis nicht streng erbringen läßt. Ehe wir auf diese Beispiele näher eingehen, sei noch eine andre Vorfrage erledigt.

II. Vorstellbarkeit eines Übertragungsmodus einer somatogenen Eigenschaft und Vererbungshypothese.

Von Weismann, Müller de la Fuente (1905, S. 482) und andern Forschern wird immer wieder behauptet, man könne sich nicht vorstellen, wie eine Eigenschaft des Soma auf das Keimplasma der Genitalzellen übertragen werden könne. Theoretische Bedenken liegen gegen eine solche Möglichkeit nicht vor, wenn man annimmt, daß erstens alle (oder fast alle) Körperzellen etwas Keimplasma besitzen, und daß zweitens die somatischen Keimplasmaportionen unter sich und mit den genitalen durch organische Leitungsbahnen verbunden sind. Die erste Annahme bereitet keine Schwierigkeit, weil die Regenerationserscheinungen direkt für ihre Richtigkeit sprechen; sie wird von den meisten Biologen um so bereitwilliger zugestanden, als die Kernteilungen ja in der Mehrzahl der Fälle erbgleich zu verlaufen scheinen, was dazu führen muß, daß alle Kerne etwas unverändertes Keimplasma erhalten. Selbst Weismann hat seine ursprüngliche Ansicht, daß eine kontinuierliche Zerlegung des Keimplasmas in den somatischen Zellen stattfindet, teilweise aufgegeben und gibt zu, daß unter Umständen »Nebenidioplasma« oder »inaktives Regenerationsidioplasma«, d. h. intaktes Keimplasma, in die Gewebe übertritt. Befindet sich demnach etwas Keimplasma in jedem Kern, so ergibt sich die weitere Folgerung, daß die specifische Ausbildung jeder Zelle darauf beruht, daß in dem zugehörigen Kern außer diesem Keimplasma eine besondere Determinantenart vorherrscht. Jeder Kern ist also spezialisiert durch das numerische Übergewicht und die besondere Aktivität dieser Determinantensorte, enthält aber daneben etwas intaktes, aber für gewöhnlich inaktives Keimplasma. Da der Kern die gesamte Lebenstätigkeit der Zelle beherrscht, so wird jeder auf die Zelle ausgeübte Reiz zuerst die specifischen Determinanten im Kern beeinflussen, und diese werden dann das Cytoplasma zu der Reizreaktion veranlassen. Die äußerlich sichtbare Reizwirkung, also z. B. Produktion eines veränderten Secrets bei einer Drüsenzelle, einer Cuticularverdickung bei einer Hautzelle, wird demnach vom Kern ausgelöst.

Digitized by Google

Nach der zweiten Annahme sind alle Keimplasmaportionen, die somatischen und die genitalen, durch organische Leitungsbahnen irgendwelcher Art untereinander verbunden, so daß der Reiz, wenn er intensiv genug ist, von der Peripherie des Körpers bis zu den Keimzellen vordringen kann. Die Frage nach der Natur dieser Leitungsbahnen kann zunächst offen bleiben. Da die meisten Zellen durch intercellulare Plasmabrücken verbunden sind und da alle Organe bei Tieren und Pflanzen nachweislich in korrelativer Wechselwirkung stehen, so scheint mir die Annahme solcher Keimplasmabahnen keine »unvorstellbare Hilfstheorie« zu sein. Da der von außen kommende Reiz in den Kernen jedes Gewebes eine specifische Sorte von Determinanten in der Überzahl und von besonderer Empfindlichkeit antrifft, so wird er diese allein verändern, indem er sie in einen specifischen Erregungszustand versetzt, der dann durch die Leitungsbahnen auf die korrespondierenden Determinanten aller übrigen Keimplasmaportionen, einschließlich der genitalen, übertragen wird und hier dieselben Veränderungen bewirkt. Um ein Bild zu gebrauchen, so denke man sich in einem Saale 20 Klaviere stehen, deren Saiten je einer bestimmten Sorte von Determinanten entsprechen. So wie jede Saite ihre eigne Schwingungszahl hat und einen besonderen Ton erzeugt, so hat jede Determinante ihren besonderen Erregungszustand, welcher innerhalb gewisser Grenzen veränderlich ist nach Intensität und Qualität des Reizes. Wird eine Saite eines Instrumentes angeschlagen, so klingen sämtliche korrespondierende Saiten der übrigen Klaviere in abgeschwächter Tonstärke mit. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur darin, daß die Saite nach dem Aufhören der Schwingungen wieder in den früheren Zustand zurückkehrt, während die Determinanten durch Reize von genügender Intensität dauernd verändert werden und je nach der Qualität des Reizes eine bestimmte Änderung ihrer chemischen Zusammensetzung oder ihrer atomistischen Struktur erleiden. Auf Grund dieser Veränderung werden die genitalen Determinanten bei der Ontogenie der Keimzellen an dem von ihnen gebildeten Soma dieselbe Eigenschaft hervorrufen, wenngleich vielleicht nur in abgeschwächtem Maße, wie sie am Soma der vorhergehenden Generation direkt durch den Außenreiz erzeugt wurde.

Dabei ist auch mit der Möglichkeit zu rechnen, die schon Fischer (1902, S. 506) angedeutet hat, daß eine somatische Determinante durch einen Reiz verändert wird und diese Veränderung auf die Keimzellen überträgt, ohne daß sie imstande wäre, sofort mit einer äußerlich sichtbaren Reaktion auf den Reiz zu antworten, sei es, daß das zugehörige Zellplasma schon zu alt ist, um überhaupt

Digitized by Google

noch Neubildungen hervorzurufen, sei es, daß erst später, z. B. bei der nächsten Häutung, die für eine solche Reaktion notwendigen Bedingungen gegeben sind. Es ist demnach denkbar, daß die Epidermis eines Käfers von einem Temperaturreiz getroffen wird und die Reizwirkung erst in der nächsten Generation sich äußert, weil der Chitinpanzer nicht mehr umbildungsfähig war.

Für die im vorstehenden skizzierte Vererbungshypothese ist zweierlei charakteristisch. Sie baut sich erstens auf der Determinantentheorie auf, ist also durch und durch präformistisch gedacht, und zweitens nimmt sie an, daß die gleichen Determinanten in den somatischen Kernen wie in denjenigen der Keimzellen vorhanden sind, und daß sich hieraus die Möglichkeit einer gleichsinnigen Abänderung des Somas und der Sexualzellen erklärt. Diese beiden Annahmen muß meines Erachtens jede Hypothese einer Vererbung erworbener Eigenschaften machen. Dagegen ist die oben in Anlehnung an frühere Forscher vertretene Ansicht, daß das gesamte Keimplasma in jedem somatischen Kern sich befindet, nicht unbedingt nötig, sondern ich habe sie nur übernommen, weil die Regenerationserscheinungen sonst nicht zu verstehen sind, und ich gebe auch zu, daß es wahrscheinlich hochspezialisierte Gewebe (z. B. Ganglienzellen) gibt, welche nur einen Teil des Determinantenkomplexes besitzen und aus diesem Grunde keine oder nur eine beschränkte Regenerationsfähigkeit haben. Für die obige Hypothese würde es aber genügen, wenn in den Kernen der ausgebildeten Gewebe nur die für ihre Funktion notwendigen Determinanten vorhanden sind und wenn bloß die Kerne der Keimzellen die gesamte Garnitur aufweisen. Sie verträgt sich also sowohl mit einer erbgleichen wie mit einer erbungleichen Kernteilung.

Die Determinanten sind anzusehen als kleinste Teilchen des Keimplasmas, welche auf Grund ihrer besonderen chemischen Zusammensetzung specifische Wirkungen ausüben und bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängig sind. Es ist gleichgültig, ob man sie sich als Atomgruppen innerhalb des riesenhaft komplizierten Keimplasmamoleküls denkt oder als getrennt nebeneinander liegende Moleküle der Keimplasmasubstanz. Gegen die Determinantentheorie wird häufig der Einwand erhoben, sie sei unhaltbar, weil sich die Moleküle gegenseitig beeinflussen und chemisch umsetzen müßten. Dieses Argument halte ich nicht für zwingend, da es feststeht, daß in einer Mischung verschiedener Verbindungen, die sogar gelöst sein

Digitized by Google

können, diese keineswegs sämtlich aufeinander einzuwirken brauchen. Wenn daher das Keimplasma die Determinanten *a*—*x* enthält, so ist es wohl denkbar, daß bei Beginn der Ontogenie nur *a*—*f* aufeinander einwirken; dadurch werden die nötigen Bedingungen dafür geschaffen, daß nun *g* das Spiel seiner Kräfte entfalten kann, usf.

Einige Forscher haben den Versuch gemacht, die Vererbung erworbener Eigenschaften ohne Determinanten verständlich zu machen; aber ich glaube, diese Versuche sind gescheitert. Semon (1904) begnügt sich in seinem geistvollen Buche, die »Mneme«, mit der Annahme, daß der Reiz ein »Engramm«, d. h. eine dauernde Veränderung der organischen Substanz hervorruft, infolge deren ein »Erregungszustand« bei seiner Wiederholung leichter durchlaufen wird als beim ersten Auftreten. Wie das nun möglich ist, daß dieselbe einheitliche Substanz Tausende von Eindrücken bewahren soll, ohne daß eine getrennte Lokalisation dieser Engramme stattfindet, verrät uns Semon nicht, da er ausdrücklich jede Diskussion über »hypothetische Umlagerungen« (1904, S. 341) ablehnt. Dann darf er sich aber nicht darüber wundern, daß seine Hypothese als »unvorstellbar« zurückgewiesen wird, denn wir streben danach, Vorstellungen über den inneren Zusammenhang der Erscheinungen zu gewinnen, die mit den Beobachtungen im Einklang stehen. Hatschek (1905, 1907) wollte mit seiner »Generatültheorie« eine epigenetische Erklärung des Vererbungsproblems liefern. Wie ich aber in zwei Aufsätzen (Plate, 1906, 1907) näher ausgeführt habe, ist diese Theorie durch und durch präformistisch gedacht, denn das im Soma und in den Keimzellen befindliche Generatül (Keimplasma) setzt sich zusammen aus lauter verschiedenen »Atombezirken«, welche specifische Wirkungen auf das Plasma der Körperzellen ausüben. Diese »Bezirke« sind daher identisch mit den Determinanten; es sind Teilchen, die einander im Soma und in den Keimzellen entsprechen und daher durch denselben Reiz gleichsinnig verändert werden können. In ähnlicher Weise glaubte Rignano (1907) in seiner »Hypothese einer Centroepigenese« auf alle präformistischen Keime verzichten zu können. In Wirklichkeit besteht aber auch seine Keimsubstanz aus zahllosen »specifischen potentiellen Elementen«, welche durch die funktionellen Reize gebildet werden und umgekehrt specifische »nervöse Ströme« an das Soma während der Ontogenie abgeben. So bestätigen indirekt diese drei Autoren die Richtigkeit des oben aufgestellten Satzes, daß eine Hypothese der Vererbung erworbener Eigenschaften nur denkbar ist auf dem Boden der Determinantenlehre, weil im somatischen und im genitalen Keimplasma korrespondierende Teilchen ange-

Digitized by Google

nommen werden müssen, die einer gleichsinnigen Veränderung fähig sind.

Die Frage nach der Natur der Reizleitung zwischen Soma und Keimzellen ist zurzeit noch nicht zu beantworten; nur das eine läßt sich sagen, daß es sich hier, wie auch Fischer (1907, S. 302) betont, um ein dynamisches und nicht um ein chemisches Prinzip handeln muß. Wir stehen hier vor derselben Schwierigkeit wie die Physiker, welche auch von Fernwirkungen der Himmelskörper aufeinander, von »elektrischen Strömen«, von »Ätherschwingungen des Lichts« reden, also von der Weiterleitung von Energien, ohne über das »wie« dieser mit unendlicher Geschwindigkeit sich abspielenden Vorgänge Näheres aussagen zu können. Man kann also in diesem Manko kein prinzipielles Hindernis gegen obige Vererbungshypothese sehen, wenn es feststeht, daß gewisse Tatsachen nicht ohne eine Vererbung somatogener Merkmale zu erklären sind. Es hat natürlich nicht an Versuchen gefehlt, die Übertragung eines Reizes vom Soma auf die Keimzellen durch ein dynamisches Prinzip oder durch Transport von chemischen Reizstoffen mittels Hypothesen verständlich zu machen. Semon (1904) und Rignano (1907) sprechen von »nervösen Erregungen«, und schon 1876 hatte Haeckel in seiner »Perigenesistheorie« besondere Bewegungsformen angenommen. Hering, Tornier (1896) u. a. wiesen auf die Möglichkeit hin, daß die Nerven jene Übertragung vermitteln, aber da Nerven den Schwämmen und den Pflanzen fehlen, so kann die Reizleitung offenbar nicht an eine so spezialisierte Gewebeform gebunden sein. Andre Forscher (O. Hertwig, Kassowitz, Rabl [1904], Hatschek [1905, 1907]) vermuten, daß das Blut, oder allgemein die Körpersäfte, chemische Stoffe, welche im Soma Hand in Hand mit den Veränderungen auftreten, den Keimzellen zuführt und hierdurch »gleichsinnige« Abänderungen des Keimplasmas bewirkt. Sie stützen sich dabei auf die Erscheinungen, welche nach der Exstirpation der Schilddrüse (vgl. S. 80), nach Kastration und Erkrankung der Nebennieren auftreten und aus denen klar hervorgeht, daß es Drüsen mit »innerer Secretion« gibt, welche andre Organe in hohem Grade zu beeinflussen vermögen. Auch diese Auffassung ist meines Erachtens nicht haltbar. Jene Versuche beweisen nur, daß gewisse innere Secrete nicht entbehrt werden können, und daß ihr Mangel daher irgendwelche Störungen des Wachstums oder der Funktion gewisser Organe nach sich zieht. Sie gestatten aber nicht den Schluß, daß sehr intensive oder sehr geringe Funktion eines Organs die Blutbeschaffenheit so verändert, daß die Keimzellen sofort umgestaltet werden. Wäre dies der Fall, so müßte die Bienen-

Digitized by Google

königin, welche meist nur zweimal (beim Vorfluge und dem Hochzeitsfluge) ihre Flügel braucht, diese längst verloren haben. Schon früher hat GALTON gezeigt, daß man das Blut von weißen Kaninchen in schwarze einführen kann, sogar bis zu $^1/_3$ der Gesamtmenge, ohne daß die Konstanz der Rasse aufgehoben wurde. Bei phyletischen Umbildungen sind oft zahlreiche Organe in langsamer Veränderung begriffen, das Blut muß also von diesen gleichzeitig ebenso viele verschiedenartige Reizstoffe empfangen, die, ohne sich gegenseitig chemisch umzusetzen, bis zu den Keimzellen transportiert werden; eine, wie mir scheint, unmögliche Annahme. Weiter ist durch nichts bewiesen, daß jede morphologische Veränderung, also z. B. die Vergrößerung eines Knochens oder die Ausbildung einer Crista oder vermehrte Zahl der Lungenalveolen oder Entstehung eines Darmcöcums, sofort mit einer specifischen inneren Secretion verbunden ist. Eine solche ist nur bekannt von gewissen Drüsen, darf aber natürlich nicht ohne Beweis verallgemeinert und auf jedes Gewebe übertragen werden. Aber selbst wenn man diese Annahme machen wollte, so bleibt es noch unverständlich, wie ein solcher dem Blute beigemischter Stoff, selbst wenn er unverändert bis zur Keimzelle hingelangt, in dieser eine gleichsinnige Änderung der Keimzelle bewirken soll, denn die drei Vorgänge: Organänderung — Secretbildung — Keimplasmaveränderung sind so heterogener Natur, daß die beständige Harmonie des ersten und des letzten Gliedes dieser Kette nicht einleuchtet. Zugunsten einer chemischen Reizleitung könnten die Versuche von PICTET (1902, 1903) gedeutet werden, welcher zeigte, daß bei *Ocneria dispar, Abraxas grossulariata, Vanessa urticae* und andern Schmetterlingen die Beschaffenheit des Raupenfutters von wesentlichem Einfluß auf Gestalt, Größe, Färbung und Zeichnung des Falters ist, und daß ein Wechsel der Nahrungspflanze so tiefgehende Veränderungen in der Konstitution des Tieres bewirkt, daß die so erworbenen Eigenschaften in Zeichnung und Färbung sich noch teilweise bei der nächsten Generation zeigen, auch wenn sie mit dem gewöhnlichen Futter aufgezogen wurde. In diesem Falle wurde sicherlich ein chemischer Reiz durch die veränderten Körpersäfte auf die Flügelzellen ausgeübt, und vermutlich auch auf die korrespondierenden Determinanten in den Keimzellen. Es handelt sich also in diesen Fällen nicht um eine Reizleitung vom Soma zu den Keimdrüsen, sondern um Simultanreize (s. weiter unten).

Ich stimme also darin mit FISCHER überein, daß die Annahme einer chemischen Reizleitung unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet und wir daher der Hypothese einer dynamischen Übertragungsweise

Digitized by Google

den Vorzug geben müssen; daraus folgt aber nicht, daß besondere Leitungsbahnen zwischen den gleichen Determinanten des Somas und der Keimzellen, also ebenso viele specifische Leitungen wie Determinanten vorhanden sind, was ein unendlich kompliziertes System solcher Bahnen zwischen allen Kernen voraussetzen würde. Sowie, um bei unserm früheren Vergleich zu bleiben, dieselbe Luft die Schwingungen vieler Saiten auf andre zu übertragen vermag oder wie derselbe Draht viele Telegramme oder beim Telephon die feinsten Nuancen der Sprache befördern kann, so würde auch in einem Organismus eine Sorte von Leitungsbahnen genügen, falls jede Determinante ihren specifischen Erregungszustand besitzt.

Endlich haben Hering, Semon (1904) und Rignano (1907) zum Verständnis der Vererbungserscheinungen auf das Gedächtnis hingewiesen. Wie namentlich Semon in dem obenerwähnten Buche gezeigt hat, besteht die Übereinstimmung erstens in der Wiederholung (Gedächtnis = Wiederholung von Vorstellungen, also von psychischen Vorgängen; Vererbung = Wiederholung von Wachstumsprozessen) und zweitens darin, daß die Wiederholung eintritt unter andern Bedingungen, als beim Originalvorgang gegeben waren (die Vorstellung einer Person wird zuerst durch den Anblick derselben, später durch die Betrachtung ihres Hutes oder ihrer Handschrift hervorgerufen; die ursprünglich durch Druck erzeugte Schwiele wiederholt sich, wenn sie erblich geworden ist, ohne Druck). Hieraus zieht Semon mit Recht den Schluß, daß der Originalreiz, mag er psychischer oder rein materieller Natur gewesen sein, in der organischen Substanz eine bleibende Veränderung, ein Engramm, hervorruft, welche bedingt, daß eine Wiederholung möglich ist, wenn nur ein Teil der ursprünglichen Bedingungen gegeben ist. Hiermit schließt der Semonsche Gedankengang ab: das Gedächtnis erklärt zwar nicht die Vererbung und diese nicht das Gedächtnis, aber beide lassen sich auf dieselbe organische Grundeigenschaft, auf die Fähigkeit Engramme aufzunehmen, zurückführen, und hierin liegt der theoretische Fortschritt.

So weit stimme ich mit Semon überein, aber ich vermag ihm nicht beizupflichten, wenn er nun in diesen Übereinstimmungen mehr sieht wie Analogien, wenn er (S. 347) Gedächtnis und Vererbung als »identisch« ansieht, was doch wohl nur heißen kann, daß sie in allen Hauptpunkten gleich sind. Den Cardinalunterschied sehe ich nicht mit Detto (1905) darin, daß es sich auf dem einen Gebiet um psychische Vorgänge, auf dem andern um materielle handelt, denn da erstere absolut an die Substanz des Nervensystems gebunden sind,

Digitized by Google

so liegen in beiden Fällen materielle Änderungen des Protoplasmas zugrunde, die direkt miteinander verglichen werden können, sondern für mich besteht die Hauptdifferenz darin, daß beim Gedächtnis sich die Wiederholung in demselben Gehirn abspielt, welches den Originalreiz empfing, während bei der Vererbung die Wiederholung in der nächsten Generation sich zeigt und damit erst das eigentliche Problem, nämlich die Übertragung des Reizes vom Soma auf die Keimzellen, beginnt. Daß eine Ganglienzelle ein Engramm erleidet und dann bei Wiederholung des Reizes leichter oder auch bei veränderter energetischer Situation ähnlich wie früher reagiert, ist nicht so auffallend. Sehen wir doch, daß eine solche »Gewöhnung« auch bei vielen toten Körpern sich zeigt: eine Maschine läuft sich ein, d. h. sie geht nach einiger Zeit leichter als am Anfang; eine Geige klingt besser, wenn sie erst eine Zeitlang gespielt ist; hat man etwas metallisches Kupfer in verdünnter Salpetersäure gelöst, so löst sich ein zweites Stück Kupfer schneller auf als das erste wegen der katalytischen Wirkung des gelösten Metalls. Daß aber ein auf die Haut ausgeübter Reiz in seiner Wirkung an der Haut der nächsten Generation wieder erscheint, ist eine total andre Sache, und hier beginnt erst die Schwierigkeit. Diese kann man nicht dadurch umgehen, daß man mit Semon den Begriff des Keimplasmas nicht anerkennt. Hautzellen sind völlig verschieden von Keimzellen, das ist unbestreitbar, und der Gegensatz zwischen ihnen wird nicht beseitigt durch die Behauptung, daß bei beiden die »organische Substanz« ein Engramm erleidet.

Bei dieser Sachlage bietet nun die Determinantentheorie, wie mir scheint, die Möglichkeit weiter in das Problem einzudringen, indem wir annehmen:

1. es befinden sich identische Determinanten in den Kernen des Somas und der Keimzellen.
2. zwischen allen Kernen bestehen Leitungsbahnen, indem alle Zellen durch intercellulare Brücken verbunden sind. Die Kerne bilden also gleichsam die Knoten eines Netzwerkes.
3. wird eine somatische Determinante durch einen Reiz verändert, so ändert sich die Funktion der zugehörigen Zelle und ruft Neu- oder Rückbildungen hervor.
4. war der Reiz intensiv genug, so kann er vom Soma bis zu den Keimzellen weiter geleitet werden. Da die Determinanten voneinander verschieden sind in ihrer atomistischen Struktur, so hat jede Sorte eine specifische Erregbarkeit, gleichsam eine

Digitized by Google

besondere Schwingungszahl. Dieser specifische Erregungszustand kann durch die Leitungsbahnen auf die Keimzellen übertragen werden und ruft dann hier an der korrespondierenden Determinante eine gleiche, wenn auch vielfach abgeschwächte Veränderung hervor.

5. Manche Reize, z. B. der Temperatur, des Lichts und der Körpersäfte, können den Organismus mehr oder weniger vollständig durchdringen. Sie werden dann ungefähr gleichzeitig sowohl im Soma wie in den Keimzellen die für sie besonders empfindlichen Sorten von Determinanten gleichsinnig verändern. Solche Reize habe ich Simultanreize genannt und sie in Gegensatz gestellt zu den soeben besprochenen Leitungsreizen, welche nur auf das Soma wirken und dann in veränderter Form durch die organischen Leitungsbahnen auf die Keimzellen übertragen werden. Detto (1904, S. 199, 202) braucht eine etwas andre, aber ganz zweckmäßige Terminologie; er spricht bei Simultanreizen von paralleler Induktion, bei Leitungsreizen von somatischer Induktion. Weismann und seine Anhänger leugnen, daß bei Simultanreizen eine Vererbung erworbener Eigenschaften überhaupt vorliegt. Sie begehen damit aber meines Erachtens eine ganz willkürliche, durch nichts zu rechtfertigende Einengung dieses Begriffs, denn, wie ich schon eingangs ausgeführt habe, kann man unter jener Vererbung nur die Tatsache verstehen, daß eine Eigenschaft in der ersten Generation somatogenen, in der nächsten blastogenen Ursprunges ist.

— — —

Als Gesamtergebnis dieses Abschnittes stellen wir fest, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften nicht abgelehnt werden darf mit der Motivierung, sie sei nicht vorstellbar. Weismann geht ohne Zweifel zu weit, wenn er behauptet (1902, II, S. 123), die Übertragung einer funktionellen Abänderung auf den Keim ließe sich »im Prinzip« nicht verstehen. Ich glaube in der geschilderten Vererbungshypothese gezeigt zu haben, daß die Determinantentheorie die theoretischen Schwierigkeiten zwar nicht völlig beseitigt, aber doch sehr erheblich einschränkt. Die Biologie braucht vor solchen Spekulationen nicht zurückzuschrecken, wenn gewisse Tatsachen ohne die Annahme einer Vererbung somatischer Veränderungen unverständlich bleiben.

Digitized by Google

III. Die Tatsachen, welche für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen.

A. Tatsachen, welche keiner andern Deutung fähig sind.

1. Beispiele für Vererbung durch Simultanreize (parallele Induktion).

a) Temperaturexperimente. Der erste, welcher diese wichtigen Versuche in den Dienst der Vererbungsforschung stellte, war Standfuss (1899, S. 13). Er erhielt durch Frosteinwirkung (0—18° C) auf die Puppen von *Vanessa urticae* einzelne besonders dunkel gefärbte Falter, und zwar lieferten über 2000 so behandelte Puppen 32 männliche und 8 weibliche Aberrationen. Aus der Kreuzung dieser Aberrationen wurden über 2000 Raupen gewonnen und bei normaler Temperatur aufgezogen. Sie ergaben aber infolge einer Infektionskrankheit nur 200 normale und vier aberrative Falter. Diese vier waren sämtlich Männchen und stammten von demselben stark aberrativen Weibchen, und sie waren alle »der Hauptsache nach im Sinne des elterlichen Typus von der Normalform« abgewichen. Da es sich hier nur um eine sehr geringe Zahl handelt, könnte man denken, daß irgendwelche zufällige Einflüsse diese vier Aberrationen hervorriefen. Demgegenüber betont Standfuss auf Grund seiner großen Erfahrungen, »daß dergleichen Individuen, wie die hier aus der Brut anormaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz denselben Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten.«

Nach Standfuss hat E. Fischer, ein Züricher Arzt (1901), noch einwandfreiere Resultate erzielt. Er hat Vererbungsexperimente an *Arctia caja* L., dem bekannten Bären-Schmetterling, angestellt und, wie er selbst überzeugt ist, den Nachweis erbracht, daß eine somatogene Eigenschaft unter Umständen übertragen werden kann. Seine Beobachtungen scheinen mir aber noch eine größere Tragweite zu besitzen, als er selbst ihnen zugestehen will. Er erhielt von 135 normal aufgezogenen Raupen 102 Puppen, von denen 54 bei normaler Temperatur gehalten wurden und typische Schmetterlinge lieferten. Die übrigen 48 wurden einer intermittierenden Kälte von — 8° C ausgesetzt und ergaben 41 aberrative Formen, bei denen die braunen Flecke der Vorderflügel und die schwarzen der Hinterflügel mehr oder weniger stark verbreitert waren. Ein stark aberratives ♂ (Fig. 51, 1) und ein weniger abweichendes ♀ (Fig. 51, 2) wurden gepaart, und ihre Eier bzw. Raupen bei gewöhnlicher Temperatur (20—24° C) aufgezogen. Aus 173 so erhaltenen Puppen schlüpften die Schmetterlinge

Digitized by Google

im Laufe von 12 Tagen aus. Zuerst erschienen lauter normale Falter, unter den zuletzt ausgekrochenen aber befanden sich 17 aberrative Exemplare (3, 4), welche in demselben Sinne wie die Eltern abgeändert waren. Da es sich um eine größere Anzahl von Tieren handelt, so ist ausgeschlossen, daß die Ähnlichkeit mit den Eltern auf einer zufälligen Variation beruht; es liegt hier vielmehr eine Vererbung einer individuell erworbenen Eigenschaft vor, zu deren Erklärung die obigen zwei Annahmen der somatischen oder der parallelen Induktion möglich sind. Fischer entscheidet sich für die letztere Möglichkeit und folgt hierin Weismann, der die Temperaturexperimente von Standfuss u. a. in diesem Sinne gedeutet hatte,

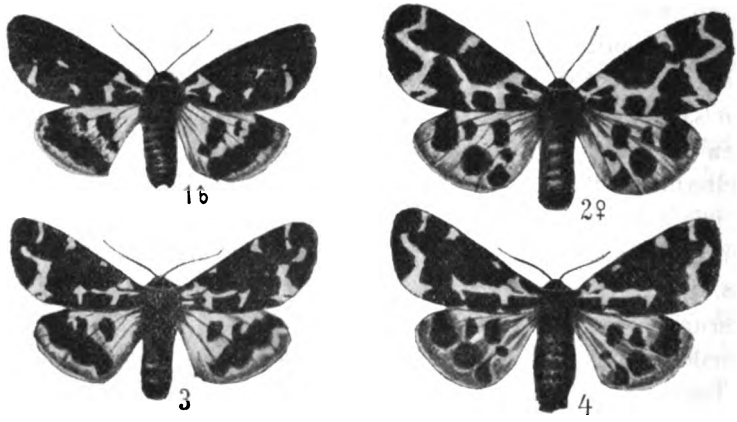


Fig. 51. *Arctia caja.* 1, 2 Puppen auf —8° C abgekühlt; 3, 4 Nachkommen von 1 und 2 bei normaler Temperatur. Nach Fischer, 1901.

worin ich ihm völlig beipflichte. Er schließt aus seinen Experimenten, daß Temperatur, chemische Reize der Nahrung bzw. der Körpersäfte und überhaupt solche Faktoren, die gleichzeitig auf einen Teil des Somas und auf die Genitalzellen einwirken, vererbt werden können, während diese Möglichkeit für Gebrauchswirkungen noch nicht behauptet werden könne.

Nach meiner Meinung gestatten diese wichtigen Versuche zwei weitere Schlüsse. Erstens folgt aus ihnen die Richtigkeit der Determinantenlehre. Es muß in den Zellen der Imaginalscheiben sich dieselbe specifische Substanz befinden wie in den Genitalzellen, nämlich eine Determinante der betreffenden Flügelfärbung, denn sonst ist es unverständlich, daß die Kälte die Flügel der beiden Generationen in annähernd gleicher Weise beeinflussen konnte. Die Zellen einer Flügelanlage und die Substanz einer Eizelle erscheinen als so

Digitized by Google

verschiedene Gebilde, daß derselbe Kältereiz nicht den gleichen Effekt hervorrufen könnte, wenn nicht in ihm dieselbe specifische Substanz, die Determinante, vorhanden wäre. Daß die Farbenabänderung in der zweiten Generation etwas anders ausfällt wie in der ersten, erklärt sich leicht daraus, daß die Determinanten der Genitalzellen während des Raupen- und Puppenstadiums einer normalen Temperatur ausgesetzt waren, wodurch die meisten von ihnen wieder in den ursprünglichen normalen Zustand zurückversetzt wurden und daher normale Schmetterlinge lieferten. Nur ein Teil verblieb in dem »Kältezustand« und ergab aberrative Formen, wenngleich in geringerem Maße wie die Eltern. Vermutlich entwickelten sie sich aus Genitalzellen, welche für Kälte besonders empfindlich waren und besonders stark affiziert wurden. Daher entwickelten sie sich auch langsamer als die übrigen und schlüpften als die letzten aus den Puppen. Diejenigen Eier, aus denen Männchen werden, scheinen besonders empfindlich zu sein, denn unter den aberrativen Individuen der zweiten Generation waren bei Fischer 16 ♂ und 1 ♀, bei Standfuss nur (4) ♂.

Zweitens lege ich diesen Versuchen eine größere Tragweite bei als Fischer, indem ich nicht nur die Temperatureinwirkungen und die chemischen Einflüsse als Simultanreize auffasse, sondern glaube, daß unter Umständen alle materiellen Reize bei genügender Intensität den Charakter eines Simultanreizes annehmen und daher erbliche Wirkungen ausüben können. Das Licht wird bei durchsichtigen oder dünnhäutigen Tieren bis zu den Geschlechtsorganen vordringen und daher empfängliche Determinanten hier ebenso modifizieren wie an der Peripherie des Somas, und dasselbe gilt für mechanische Reize (Druck, Zug, Stoß u. dgl.) in allen den Fällen, in denen die Genitalzellen nicht zu weit entfernt liegen von den gereizten Körperstellen. Damit fallen auch die Gebrauchswirkungen in vielen Fällen in die Kategorie der Simultanreize, und man muß im Prinzip zugeben, daß funktionelle Änderungen erblich sein können. Denkt man sich einen ungegliederten Wurm, der durch schlängelnde Bewegung im Laufe der Generationen eine Gliederung der Muskulatur und schließlich echte Metamerie erhält, so kann diese Art der Bewegung die Genitalzellen unter der Haut ebenso beeinflußt haben wie die Hautmuskulatur selbst, also als Simultanreiz bestimmte Determinanten abgeändert haben. Man muß also aus den Fischerschen Experimenten folgern, daß alle Reize unter Umständen simultan wirken können, die funktionellen wie die nichtfunktionellen, und daher einer erblichen Übertragung fähig sind;

Digitized by Google

jedoch ist die Wahrscheinlichkeit einer Vererbung der Gebrauchswirkungen gewiß sehr oft äußerst gering, weil sie zu schwach sind, um bis zu den Genitalzellen vorzudringen. In solchen Fällen bleibt die Möglichkeit einer Vererbung durch Leitungsreize bestehen.

Neuerdings hat Schröder (1903, S. 117—119) ähnliche Versuche an dem Stachelbeerspanner, *Abraxas grossulariata*, angestellt, welcher sich durch die Variabilität und die Art seiner Zeichnung hierfür besonders eignet. Er ordnete alle Individuen in Gruppen, wobei der normale Zustand mit 0, die Zunahme des Pigments je nach der Intensität mit —I, —II . . . — IX, die Abnahme desselben mit + I, + II . . . bezeichnet wurden. Er ging aus von einem melanistischen ♀ der Gruppe —VII (Fig. 52, *b*) und einem noch stärker pigmentierten ♂ der Gruppe —IX (Fig. 52, *a*), die beide von normalen Eltern abstammten und durch Temperatureinwirkung (nähere Angaben fehlen) künstlich erzielt wurden. Bei einem zweiten Versuche wurden das ♂ —VI und das ♀ —V verwandt. Die 76 bzw. 85 Nachkommen wurden bei normaler Temperatur aufgezogen und nach jenen Gruppen geordnet, wobei sich folgende Prozentsätze ergaben:

	Gruppen										
	+ I	0	— I	— II	— III	— IV	— V	— VI	— VII	— VIII	— IX
Elternpaar *A* .									♀ (Fig. 52, *b*)		♂ (Fig. 52, *a*)
Nachkommen von *A* (norm. Temp.) in % (76 Stück)	2,63	35,53	27,63	9,21	15,79	2,63	5,26		1,32	= Fig. 52, *c* *f*	
Elternpaar *B* .							♀	♂			
Nachkommen von *B* bei norm. Temp. in % (85 Stück)		21,18	30,59	24,7	7,06	12,94	3,53				

Die Übersicht zeigt, daß bei den Nachkommen fast nie die aberrative Stufe der Eltern erreicht wurde, sondern durch den Einfluß der normalen Temperatur ein starkes Zurückgehen der melanistischen Tendenz eintrat; immerhin zeigten noch so viele Individuen geringere

Digitized by Google

Grade des Melanismus, daß zufällige Variationen ausgeschlossen sind und eine Vererbung der am Soma der Eltern bewirkten Veränderung mit Sicherheit konstatiert ist.

Kritik der Temperaturexperimente. Verschiedene Forscher wollen in den geschilderten Experimenten keine wirklichen Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sehen und erheben folgende Einwände.

1. Weismann und seine Anhänger engen den Begriff einer solchen Vererbung dahin ein, daß er nur die Fälle mit nachweislich somatischer Induktion umfaßt. Dann scheiden selbstverständlich die Temperaturversuche aus der Beweisführung aus. Ich habe aber schon oben gezeigt, daß diese Begriffseinengung durchaus willkürlich ist.

2. Weismann, Fischer u. a. betonen ferner die Möglichkeit, daß die Temperaturreize atavistische Anlagen auslösen. Wer solche Ansichten vertritt, muß meines Erachtens gewisse Beweise hierfür bringen, d. h. er müßte die mutmaßliche phyletische Entwicklung der benutzten Gattungen und Arten klarstellen und auf dieser Grundlage den Rückschlag wahrscheinlich machen. Das ist aber in keinem Falle geschehen. Einstweilen scheint mir daher die Ansicht von Standfuss noch zu Recht zu bestehen, daß durch Temperatureinflüsse keine wirklichen Rückschläge auf ausgestorbene Stammformen zu erzielen sind, sondern daß nur bei einer weitverbreiteten Art durch Temperatursteigerung eine Annäherung an die noch lebende südliche Form erzielt werden kann (z. B. bei *Vanessa urticae* an die auf Korsika fliegende var. *ichnusa*) bzw. durch Kälte eine Annäherung an die noch lebende nördliche Varietät (bei jener Art an die in Lappland

Fig. 52. Stachelbeerspanner. *a*, *b* aberrative und melanistische Eltern, durch Temperaturveränderung hervorgerufen; *c*, *d*, *e* deren Nachkommen bei normaler Temperatur; *f* normale Zeichnung. Nach Scharfer, 1908.

Digitized by Google

heimische var. *polaris*). Die Färbung ist mit andern Worten überhaupt noch nicht erblich in dem Sinne, daß sie ganz unabhängig von der Außentemperatur ist, sondern diese wirkt in jedem Falle auf sie ein. Wenn nun schon ein wirklicher Rückschlag auf noch lebende Formen durch das Experiment nicht zu erzielen ist, sondern nur eine gewisse Annäherung, so ist eine echte Wiederholung noch weiter zurückliegender Vorfahren sehr unwahrscheinlich, zumal die Färbung ja nicht allein von der Temperatur, sondern noch von andern Faktoren abhängt, die experimentell nicht wiederholt werden können. Gegen die atavistische Deutung spricht weiter, daß bestimmte Temperaturreize nie ganz eindeutige Resultate ergeben, d. h. nie ein bestimmtes Muster bei allen Individuen erzeugen, sondern nur die Färbung nach einer Richtung hin verschieben. Dies spricht dafür, daß es sich um wirkliche Neubildungen handelt, wie man sie bei so intensiven und für die Art ganz ungewohnten Reizen von vornherein erwarten muß.

3. Ziegler (1905, S. 59) will den Fischerschen Experimenten keine Beweiskraft zugestehen, weil solche Individuen zur Nachzucht gewählt wurden, die auf den Temperaturreiz besonders stark reagiert hatten. Es habe also »Selection dabei eine große Rolle« gespielt. Dieser Einwand ist völlig hinfällig. Damit die Vererbung eintreten kann, müssen die Eltern natürlich eine somatische Veränderung erlitten haben, das ist selbstverständlich. Wenn andre Individuen unter gleichen Bedingungen diese Veränderung nicht erlitten, so ist dies gleichgültig, denn die Frage kann nur sein, ob eine solche Variation, wenn sie vorhanden ist, auf die nächste Generation übergeht, aber nicht, bei wie bei vielen sie zuerst auftritt. Fischers Kontrollversuch an den Puppen, welche bei normaler Temperatur aufwuchsen, zeigt ganz deutlich, daß die melanistische Abänderung an sich nicht in den Variationskreis der Tiere gehörte, sondern erst künstlich erzeugt wurde, denn keine jener Puppen lieferte einen abnormen Schmetterling.

4. Ich will bei dieser Gelegenheit ein andres Bedenken zurückweisen, das leicht erhoben werden könnte. Federley (1906) hat gezeigt, daß durch Temperaturreize nicht nur die Farben, sondern auch die Form und Verteilung der Schuppen, die Rippen und andre Teile des Flügels verändert werden. Dabei verhalten sich die verschiedenen Individuen oft recht verschieden, die einen reagieren stark, andre wenig oder gar nicht, einzelne mehr an den Vorder-, andre besonders an den Hinterflügeln. Er schließt (S. 72) daraus mit Recht, daß offenbar der ganze Puppenorganismus in seinen Funktionen beeinflußt wird. Daraus könnte der Schluß abgeleitet werden, daß im

Digitized by Google

Grunde genommen nur ein Schwächezustand der Mutter auf die Kinder, aber keine bestimmte Veränderung vererbt sei, wie in ähnlicher Weise ein Säuferpaar degenerierte Nachkommen erhält. Dieser Einwand wäre hinfällig, weil doch in allen oben zitierten Beispielen die Übereinstimmung zwischen beiden Generationen zu groß ist und einen zu bestimmten Charakter trägt, um als Ausfluß einer allgemeinen Schwäche zu gelten, falls diese vorhanden sein sollte.

b) Semons Versuche über die Schlafbewegungen der Acacia lophanta liefern meines Erachtens ebenfalls den Beweis, daß erworbene Eigenschaften erblich werden können, wobei angenommen werden darf, daß die Erblichkeit durch Simultanreize erworben wurde. Semon (1905) experimentierte mit Keimpflanzen, die von Anfang an nie dem natürlichen Lichte ausgesetzt wurden. Sie konnten also unmöglich irgendwie von der Tagesperiode, dem zwölfstündigen Wechsel von Tag und Nacht, beeinflußt worden sein. Um die Schlafbewegungen auszulösen, wurde ein 6stündiger oder ein 24stündiger Turnus von elektrischem Glühlicht und von Dunkelheit angewandt. Das zuerst gebildete einfache Fiederblatt zeigt die Variationsbewegungen nicht so gut wie das zweite, doppelt gefiederte Blatt. Unterbricht man nun nach 1—2 Wochen den Turnus und läßt andauernde Helligkeit oder andauernde Dunkelheit folgen, so dauern die Bewegungen trotzdem an, entsprechen aber dem natürlichen 12stündigen Turnus, obwohl die Pflanze nie einem solchen ausgesetzt worden war. Dieser 12stündige Turnus läßt sich auch schon deutlich erkennen während des 6- oder 24stündigen Turnus von Hell und Dunkel, wenngleich er durch diese modifiziert wird. Es ist also zweifellos, daß die Tagesperiode auf diese Pflanze eine erbliche Wirkung ausgeübt hat. Selection kann hierbei nicht mitgespielt haben, denn die bestimmte Form des Turnus (ob 6-, 12- oder 24stündig) war für die Pflanze belanglos, wenn sie nur die Fähigkeit besaß, bei Belichtung die Fiederblättchen auszubreiten und bei Dunkelheit sie zu schließen. Die Entstehung der Lichtempfindlichkeit kann daher auf die Zuchtwahl zurückgeführt werden, nicht aber die Erblichkeit der Tagesperiode, wie Semon (1907, S. 14) gegen Weismann (1906) überzeugend ausgeführt hat. Ob nun die Übertragung auf die Keimzellen durch Simultanreize oder durch somatische Induktion erfolgte, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Da aber das Licht zweifellos bis in das Innere der Pflanzengewebe eindringt und der Wechsel von Hell und Dunkel sich also auch hier geltend machen muß, so erscheint mir eine direkte Beeinflussung der Keimzellen am wahrscheinlichsten. Gleichzeitig konnte aber der Reiz auch auf das Soma

Digitized by Google

ausgeübt und von hier zu den Keimzellen weiter geleitet werden, so daß beide Arten der Induktion zusammen und in demselben Sinne wirkten.

2. Beispiele für Vererbung durch somatische Reizleitung (somatische Induktion).

Aus dem eben Gesagten geht hervor, daß beide Arten der Induktion sich nicht ausschließen, sondern häufig vereint wirken werden, wenn nämlich der Reiz (Temperatur, Licht, Stoß, chemischer Einfluß usw.) so intensiv ist, daß er nicht nur eine begrenzte Stelle des Somas, eventuell auch die ganze Außenzone desselben trifft, sondern außerdem bis zu den Keimdrüsen vordringt. In andern Fällen wird der Reiz nur lokal wirken können, weil er relativ schwach ist oder weil die Keimzellen zu weit entfernt liegen. Dann wird man mit somatischer Induktion des Erregungszustandes der somatischen Determinanten auf die korrespondierenden (abgestimmten) des genitalen Keimplasmas rechnen müssen. Aber es ist begreiflich, daß der Übertragung in diesem Falle größere Hindernisse im Wege stehen, denn der Erregungszustand wird nur in sehr abgeschwächtem Grade die Keimzellen erreichen. Es scheint, daß nur ein durch viele Generationen hindurch regelmäßig wiederkehrender Reiz zu sichtbaren erblichen Änderungen führt, denn die Erfahrungen am Menschen lehren, daß selbst die sehr intensiven Gebrauchswirkungen vieler Berufe (schwielige Hand des Arbeiters, Muskeln des Athleten u. dgl.) nicht vererbt werden, wenn sie durch eine oder wenige Generationen wiederholt wurden. Wir sind also hier in der Beweisführung auf solche historische (phylogenetische) Prozesse angewiesen, welche den oben (S. 327) gestellten Bedingungen entsprechen.

a) Pigmentmangel der Unterseite der Pleuronectiden. Dieser Charakter der Plattfische beruht auf Vererbung und ist gegenwärtig unabhängig von den Lichtverhältnissen, denen die Tiere während der Verwandlung oder nachher ausgesetzt waren. Es geht dies mit Sicherheit daraus hervor, daß die Rückbildung des Pigments auf der einen Körperseite schon bei der pelagischen Larve beginnt, die ja noch von beiden Seiten gleichmäßig beleuchtet wird, und daß ferner bei den verschiedensten Arten Individuen vorkommen, die trotz normaler bodenständiger Lebensweise auf der Unterseite mehr oder weniger stark, zuweilen sogar vollständig (s. Cuénot 1905), pigmentiert sind; bei letzteren Tieren hat also der Lichtmangel auf der Unterseite nicht die Entwicklung des Farbstoffes verhindert. Fragen wir uns aber, wie dieser Pigmentmangel der Unterseite im Laufe der

Digitized by Google

Stammesgeschichte entstand, so wird man nicht umhin können, ihn als eine Folge der Dunkelheit anzusehen, welcher die Unterseite nach dem Übergange zur bodenständigen Lebensweise ausgesetzt war. Denn erstens sehen wir, daß fast allgemein die Bewohner finsterer Wohngebiete (Höhlentiere, Parasiten der Eingeweide, holzfressende Larven usw.) pigmentlos oder schwach gefärbt sind, und zweitens hat Cunningham (1891, 1892, 1895) durch einen interessanten Versuch gezeigt, daß sich der Pigmentverlust junger Plattfische durch Beleuchtung von unten wieder zum Teil aufheben läßt. Er setzte junge Flundern von etwa 12 mm Länge, die eben zum Boden herabgesunken

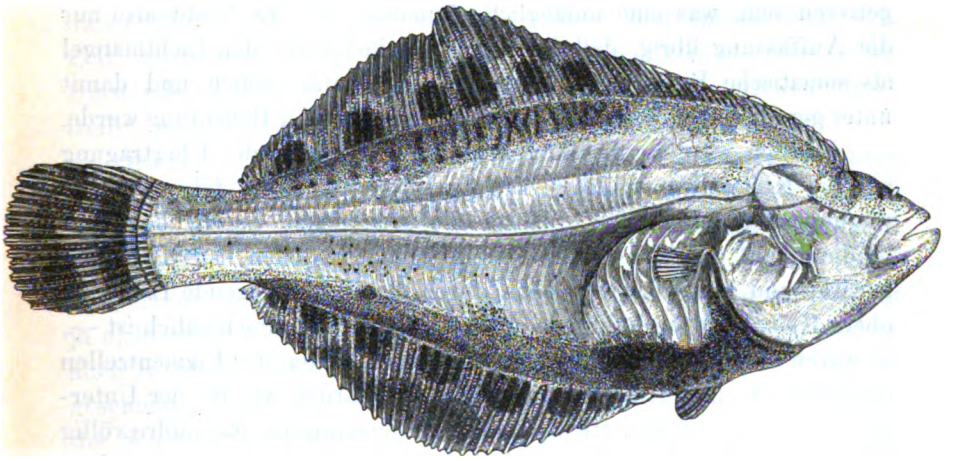


Fig. 53. Junge Flunder mit Pigment auf der Blindseite, welches durch künstliche Belichtung derselben hervorgerufen wurde. Nach Cunningham, 1891.

und auf der Unterseite schon fast pigmentlos waren, in ein Glasbecken und ließ die Lichtstrahlen nur von unten durch einen Spiegel hineinfallen, während alle übrigen Seiten verdeckt wurden. Die Oberseite entwickelte sich normal, und die Unterseite hatte nach $1^1/_2$ Monate den Farbstoff bis auf minimale Spuren verloren. In den folgenden zwei Monaten aber stellte sich das Pigment wieder bei den meisten Exemplaren ein, und zwar namentlich längs der Rücken- und Bauchkante (Fig. 53). Die Haut der Unterseite reagiert also jetzt noch auf Lichtreiz mit Pigmentbildung, und diese Reaktion ist sogar stärker als die Vererbungstendenz. Cunningham schließt daraus mit Recht, daß die äußeren Faktoren ursprünglich jene Besonderheit der Plattfische veranlaßt haben müssen.

Um diesen Schluß ganz einwandfrei zu machen, sind die beiden Eventualitäten: Selection und zufällige Keimesvariation auszuschließen.

Digitized by Google

Daß die weiße Farbe der Blindseite einen Vorteil im Kampf ums Dasein bedeutet, ist nicht einzusehen. Die Möglichkeit einer blastogenen Variation aus inneren Ursachen, für die Morgan (1903, S. 259) eingetreten ist, ist abzulehnen, weil die verschiedenen Arten der Plattfische bald auf der linken, bald auf der rechten Seite liegen. Sie haben also diese Besonderheit nicht von einer Stammform ererbt, sondern sie selbständig und unabhängig zu wiederholten Malen erworben. Von der Stammform übernahmen sie nur die Vorbedingung hierzu, die hohe schmale Körpergestalt, die sich rückbildende Schwimmblase u. a. Jene zufällige Keimesvariation müßte also ebenfalls zu verschiedenen Malen in gleicher Weise bei verschiedenen Arten eingetreten sein, was eine unmögliche Annahme ist. Es bleibt also nur die Auffassung übrig, daß der Pigmentverlust durch den Lichtmangel als somatische Eigenschaft erworben, aber dann erblich und damit unter gewöhnlichen Verhältnissen unabhängig von der Belichtung wurde.

Endlich wäre zu diskutieren, auf welche Weise die Übertragung auf die Keimzellen erfolgte. Ein Simultanreiz ist aus folgenden Erwägungen auszuschließen. Hätte die Dunkelheit durch die Haut hindurch auf den der Unterseite anliegenden Hoden bzw. Eierstock gewirkt und hätte das von oben durch die Haut dringende Licht die obere Keimdrüse beeinflußt — was ja an sich unwahrscheinlich ist —, so wären in jeder Keimzelle auch die Determinanten der Pigmentzellen der Oberseite in derselben Weise verändert worden wie die der Unterseite. Das eine Ovar hätte also völlig unpigmentierte, das andre völlig pigmentierte Nachkommen geliefert, wenn wir der Einfachheit halber den Einfluß des Spermas nicht berücksichtigen. Dieser von den Vorfahren erworbene Dimorphismus müßte jetzt noch zu erkennen sein, was aber nicht der Fall ist; es kommen wohl ab und zu zweiseitig gefärbte, aber nie zweiseitig ungefärbte Tiere vor. Daher bleibt nur die andre Möglichkeit, daß die Veränderung der Chromatophoren der Unterseite durch somatische Induktion zu den Keimzellen weitergeleitet wurde.

b) Die rudimentären Organe. Ich habe in einem früheren Kapitel (S. 265 ff.) ausführlich auseinandergesetzt, daß uns für die Erklärung der Rückbildungen — wenn wir absehen von den seltenen Fällen der umgekehrten Selection und des plötzlichen Ausfalles einer Eigenschaft durch blastogene Variation — nur Prinzipien zur Verfügung stehen, welche voraussetzen, daß die Rudimentation zuerst am Soma beginnt und dann auf die Keimzellen durch organische Reizleitung übertragen wird. Diese Prinzipien waren der Nichtgebrauch aktiver Organe, ungünstige wachstumshemmende äußere, eventuell auch

Digitized by Google

innere Reize (z. B. Reduktion der Sinnesorgane bei Parasiten) und endlich die Ökonomie der Ernährung (z. B. progressive Organe entziehen ihren Nachbarorganen die Nährstoffe). Zu diesem Schlusse wurden wir gedrängt, weil sich die von Weismann betonten Erklärungswege: Panmixie und Germinalselection nicht aufrecht erhalten lassen. Die rudimentären Organe sind daher ungemein wichtige Zeugnisse nicht nur für die Descendenzlehre im allgemeinen, sondern für den Lamarckismus im besonderen. Nichtgebrauch und Nahrungsökonomie bedingen lokalisierte somatische Veränderungen, und ihre erbliche Wirkung läßt sich daher nur durch organische Reizleitung erklären. Daher erwähne ich die Rudimentationen an dieser Stelle. Wachstumshemmende äußere und innere Faktoren, z. B. ungünstige Licht- oder Temperaturreize, können aber unter Umständen nicht nur das Soma, sondern auch die Keimzellen direkt treffen und würden dann eine parallele Induktion veranlassen.

Ziegler (1905, S. 3), welcher Neodarwinist ist und meine Deutung der Rückbildungen nicht anerkennen will, sucht sie auf korrelative Einflüsse zurückzuführen, die von den progressiven Nachbarorganen während der Ontogenie ausgeübt werden. Er schreibt: »Eine Korrelation oder ökonomische Wechselbeziehung der Organe besteht ja nicht allein in physiologischer und ontogenetischer Hinsicht, sondern auch in phylogenetischer Beziehung. Es gibt auch in der Stammesgeschichte einen »Kampf der Teile im Organismus«. Z. B. haben die Schlangen die Beine nicht deswegen verloren, weil sie sie nicht gebrauchten, sondern weil die phylogenetische Entwicklung in der Richtung nach einer ausnahmsweise großen Rumpf- und Schwanzmuskulatur fortschritt. Beim Menschen ist das starke Gebiß seiner affenähnlichen Vorfahren nicht deswegen schwächer geworden, weil er es nicht gebrauchte, sondern weil die außerordentliche Zunahme des Gehirns korrelativ eine schwächere Ausbildung andrer Organe des Kopfes mit sich brachte«. Diese Auffassung, welche in ähnlicher Form schon von Emery und Kennel vertreten wurde, ist irrig. Sie besagt nämlich, daß die rudimentären Organe gar nicht erbliche Bildungen sind, sondern daß ihr niederer Zustand während jeder Ontogenie durch den hemmenden Einfluß gewisser Nachbarorgane hervorgerufen wird. Wäre dies richtig, so müßte also der Microcephale das starke affenähnliche Gebiß erhalten, denn bei ihm bleibt das Gehirn so klein, daß es auf die Kiefer nicht störend einwirken kann; und er müßte bewegliche Ohren besitzen, denn neuerdings sieht Ziegler (1907, S. 10) auch das Rudimentärwerden der Ohrmuskeln als eine Folge »der hohen Entwicklung des Gehirns und der

Digitized by Google

großen Ausdehnung der Schädelkapsel« an. Die Nagetiere müßten wieder ihre Eckzähne erhalten, wenn einmal zufällig die Schneidezähne pathologisch verkümmern. Aber das ist keineswegs der Fall. Rudimentäre Organe sind genau so erblich wie normale Organe, und würde einmal ein schwanz- und bartenloser Wal geboren werden, so würde er ganz sicher deshalb doch nicht mit Hinterbeinen und mit Zähnen versehen sein. Gegen Ziegler spricht ferner die Tatsache, daß oft genug Rückbildungen eintreten, ohne daß benachbarte Organe sich vergrößern. Beim Kiwi ist der Flügel (Fig. 41, S. 261) winzig klein geworden, und der Kamm des Brustbeins ist verschwunden, ohne daß irgend ein benachbarter Teil zugenommen hätte. Bei *Proteles cristatus*, dem Erdwolf, einer Art Hyäne, die zum Insektenfresser geworden ist, sind die Zähne in Zahl und Größe sehr reduziert, aber kein Teil des Schädels hat sich vergrößert. Bei den Zwergmännchen der Rädertiere ist das ganze Tier von winziger Größe, und trotzdem sind Mund und After verschwunden, und der Darm fehlt fast vollständig. Endlich läßt sich das schließliche völlige Verschwinden der rudimentären Organe aus der Ontogenie vom Zieglerschen Standpunkt aus nicht verstehen; daß die Vögel z. B. gegenwärtig keine Zahnanlagen mehr bilden, läßt sich nicht daraus erklären, daß die Lippenränder am Schlusse der Ontogenie verhornen, denn die korrelative Wirkung kann nicht vor dem Auftreten des zugehörigen Organs sich zeigen. Weitere Argumente gegen Ziegler sind schon früher (S. 271) vorgebracht worden.

Im vorstehenden glaube ich alle die Tatsachen aufgezählt zu haben, welche einwandfrei für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen. Ihre Zahl ist nicht groß, und man könnte ihnen vielleicht jede tiefer greifende Bedeutung absprechen, weil sich darunter keines befindet, welches direkt die Übertragung einer Gebrauchswirkung beweist. Und doch müssen wir meines Erachtens auch diese Möglichkeit zugeben, denn wenn es sicher ist, daß schon die kleinen Veränderungen, welche an einem Organ durch Nichtgebrauch und Nahrungsbeschränkung hervorgerufen werden können, erblich werden im Laufe der Generationen, so müssen die viel intensiveren aktiven Reize des Gebrauches und der Übung zweifellos ebenfalls auf das Keimplasma einwirken, falls sie nur genügend lange im Laufe der Stammesgeschichte sich wiederholen. Erbliche Wirkung des Nichtgebrauches involviert eine ebensolche der Übung, die eine ist undenkbar ohne die andre. In der Literatur finden sich noch sehr viele andre angebliche Beweise für

Digitized by Google

die Vererbung somatischer Veränderung, die mir aber alle nicht einwandfrei zu sein scheinen. Hierhin gehören z. B. die Chauvinschen (1885) Axolotlversuche (Auslösung eines atavistischen Instinkts), die Brown-Séquardschen Experimente zur Erzeugung erblicher Epilepsie, die Getreideaussaaten von Schübeler in nördlichen Gebieten und viele andre[1]). Sie erfüllen nicht die oben aufgezählten Bedingungen, und ich gehe auf sie nicht näher ein, weil ihre genaue Analyse zu weit führen würde.

B. Tatsachen, welche mit großer Wahrscheinlichkeit für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen.

Dagegen mögen hier noch zwei große Klassen von Tatsachen Berücksichtigung finden, welche indirekt für eine somatische Vererbung sprechen, weil sie sich schwer bloß mittels Selection erklären lassen, während ihr Verständnis vom Lamarckschen Standpunkt aus keine Schwierigkeiten bereitet; die Coaptationen aktiver Organe und der Parallelismus zwischen Ontogenie und Phylogenie.

1. Die Coaptationen aktiver Organe (vgl. S. 144ff.). Aktive Anpassungen, in denen die Form eines Organs in sinnfälliger Weise

---

[1]) Auch Fischers (1902) Argumentation, aus der blasseren Färbung und aus der Anordnung greller Farbenfelder der Flügelunterseite vieler Schmetterlinge — sie sind häufig so verteilt, daß sie in der Ruhestellung durch den andern Flügel oder durch Fächerfaltung für die Betrachtung von unten unsichtbar werden — auf eine Lichtwirkung zu schließen, die durch Reizwirkung auf die Keimzellen übertragen wurde, vermag ich nicht als richtig anzuerkennen, so sehr ich sonst mit der allgemeinen Gedankenrichtung dieses ausgezeichneten Beobachters übereinstimme. Mag auch der Schmetterlingsflügel längere Zeit nach dem Ausschlüpfen noch einige lebende Elemente (Nerven, gewisse Partien der Epidermis) enthalten und daher nicht als absolut tot bezeichnet werden dürfen, und mag er auch vom Blute etwas durchströmt werden, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, daß die die Färbung bedingenden Schuppen kein Protoplasma enthalten, sondern leere tote Chitinhülsen sind. Nach einer neueren Arbeit von A. G. Mayer (Development of wingscales and their pigment in butterflies and moths. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College 29, 1896, p. 209—235 und nach früheren Untersuchungen zieht sich die Schuppenzelle zuerst ganz aus der Schuppe zurück, und darauf dringt das Blut in diese ein und deponiert den Farbstoff auf der Innenfläche der leeren Hülse. Die tote Hülse wird also von innen gleichsam angemalt. Es ist daher ganz ausgeschlossen, daß von diesen toten Elementen eine Reizleitung zu den Keimzellen möglich ist. Die verdeckte Lage jener Kontrastfarben ist daher auf Selection zurückzuführen. Wenn auch die untersuchten Arten meistens auf Flächen sich ausruhen, so setzen sie sich doch auch an dünne Zweige und Halme, und dann ist die Unterseite sichtbar und bedarf der sympathischen Färbung. — Bezüglich der Pictetschen Versuche siehe die Anmerkung auf S. 400.

Digitized by Google

für eine bestimmte Art des Gebrauchs eingerichtet ist und daher eine Folge dieses Gebrauchs zu sein scheint, sind bei Tieren in erstaunlicher Fülle und Mannigfaltigkeit vorhanden und fehlen auch bei Pflanzen (Ranken, Fangeinrichtungen der insektenfressenden Pflanzen) nicht völlig. Sie treten uns entweder als relativ einfache Bildungen entgegen, z. B. in den Backentaschen des Hamsters, den Schwielen der Kamele und dem Muskelmagen des Vogels, oder als komplizierte Coaptationen, in denen viele Elemente in harmonischer Weise zusammenwirken müssen, z. B. in der Hand des Menschen mit ihren verschiedenen Knochen, Muskeln und Nerven, oder beim Vogelskelet mit seiner in allen Teilen sich ausprägenden Anpassung an das Flugvermögen. Die einfachen aktiven Anpassungen lassen sich ohne Schwierigkeit auf blastogene Variationen und auf Selection zurückführen und mögen daher hier außer Betracht bleiben. Man könnte höchstens auf solche Fälle hinweisen, deren Selectionswert nicht sofort einleuchtet. Leche fand z. B., daß bei *Phacochoerus* Carpalschwielen vorhanden sind, und daß diese auch schon beim Embryo auftreten, also erblich sind und nicht erst dadurch hervorgerufen werden, daß das Tier beim Wühlen in der Erde sich auf die Handwurzel niederläßt. Nun läßt sich darüber streiten, ob diese Hautverdickungen über Sein oder Nichtsein der Art zu entscheiden vermochten und daher im selectionistischen oder lamarckistischen Sinne aufzufassen sind. Ich persönlich neige der letzteren Ansicht zu, halte aber die erstere nicht für widerlegbar.

Anders liegt die Sache bei den komplizierten Coaptationen, von denen wir annehmen müssen, daß sie allmählich entstanden, indem eine große Zahl von Elementen in bestimmter Richtung Schritt für Schritt und häufig gleichzeitig sich veränderten. Ich habe zwar schon oben (S. 151) auseinandergesetzt, daß sich die Coaptationen, rein theoretisch betrachtet, vollständig durch Selection erklären lassen, ohne Zuhilfenahme einer Erblichkeit funktioneller Änderungen, indem die Annahme einer intensiven Elimination von Individuen keine Schwierigkeiten bereitet; wenn man aber auf Grund der im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen und Schlüsse davon überzeugt ist, daß somatische Veränderungen sich vererben können, so wird man der einfacheren Erklärung den Vorzug geben und dem Prinzip zustimmen, daß die Funktion einen bestimmenden Einfluß auf die phyletische Entwicklung der Form aktiver Organe hat. Bleibt doch selbst in diesem Falle die Selection wirksam, indem sie die individuellen Unterschiede der Gebrauchsresultate vergleicht und nur die besten derselben erhält, nicht zu reden von dem großen

Digitized by Google

Gebiet der passiven Anpassungen, welches sie allein beherrscht. Die Welt der Organismen ist so unendlich kompliziert, daß es mir aussichtslos erscheint, alles durch ein Gesetz zu erklären. Ich stimme dem Satze von Bailey (1896, S. 81) zu: »It is probable that all recent explanations of evolution contain more or less truth, and that one of them may have been the cause of certain developments, whilst others have been equally fundamentally important in other groups of organisms.« Um dem Leser den Gegensatz der Anschauungen klar vor Augen zu führen, erinnere ich an das prägnante Beispiel, welches Cunningham in der Einleitung seiner Übersetzung des Eimerschen Werkes (Organic Evolution 1890) zitiert, an die Zunge des Spechts mit ihrer komplizierten Muskulatur und ihren bis auf die Schädeldecke hinaufreichenden Zungenhörnern. Liegt es nicht viel näher, daß diese wunderbare Bildung durch den Gebrauch von Generation zu Generation sich vervollkommnete, indem die Kinder auf einer höheren Stufe geboren wurden als die Eltern, als anzunehmen, daß ein Unterschied von $^1/_2$ oder 1 mm in der Länge der Zunge über Sein oder Nichtsein entschied! Jene Annahme ist um so einleuchtender, als die Spechtzunge keine besonderen neuen Charaktere im Vergleich mit der gewöhnlichen Vogelzunge aufweist, sondern nur eine exzessive Größe gewisser Teile, die durch andauernde Übung hervorgerufen worden sein kann. — Ich erinnere ferner an das schöne Beispiel der Entstehung des Kiemendeckelloches bei *Bombinator*, welches wir Braus (1906) verdanken. Hier bildet sich, wie bei den meisten Kaulquappen, in der Kiemendeckelhaut ein Loch zum Durchtritt der Vorderextremität. Da der Arm von innen gegen die Haut drückt und sie vorwölbt, so könnte man das Loch als eine Druckwirkung ansehen. Dies ist aber nicht der Fall. Denn wenn man auf sehr frühen Stadien die Armanlage entfernt, so unterbleibt die Regeneration des Armes; das Operculum

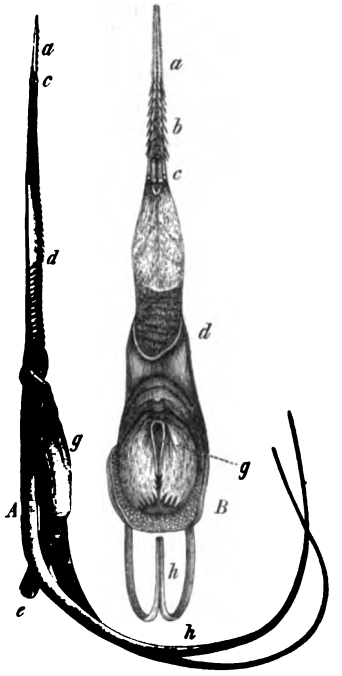


Fig. 54. *A* Zunge des Schwarzspechts, *B* des Grünspechts. *a*, *b* Widerhaken der Spitze; *c* Gelenk; *c—d* rückwärts gerichtete Häkchen; *d* Querfalten; *e* Luftröhre; *g* Kehlkopfspalte; *h* Zungenbeinhörner. $^1/_2$ natürl. Größe. Aus Eckstein, Zoologie.

Digitized by Google

wächst normal weiter und erhält ein kleines Armloch an der Stelle, wo eigentlich der Arm durchbrechen sollte. Das Loch ist also erblich geworden. Wodurch? Durch Selection solcher Larven, die durch zufällige blastogene Variation an der richtigen Stelle, und zwar zur richtigen Zeit, ein Kiemendeckelloch bekamen, oder durch Vererbung des Druckreizes? Zweifellos ist die letztere Erklärung die einfachere und natürlichere, zumal eine Neigung zur Bildung von Spalten bei keiner Art am Operculum beobachtet wird.

Gegen diese Argumentation pflegen die Neodarwinisten einzuwenden, daß, wenn das Selectionsprinzip ausreiche, um die passiven Anpassungen zu erklären, es dann auch genüge für die aktiven; sie leugnen also das Bedürfnis eines zweiten Erklärungsprinzips, weil sie einen durchgreifenden Unterschied zwischen aktiven und passiven Anpassungen nicht anerkennen. Dieser Einwand hat zunächst etwas Bestechendes, weil er von dem an sich lobenswerten Bestreben ausgeht, die organische Zweckmäßigkeit von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beurteilen, und doch halte ich diesen Versuch für unmöglich, denn es besteht tatsächlich ein Unterschied zwischen aktiven und passiven Anpassungen: die ersteren sind ungleich komplizierter als die letzteren. Der Leser vergleiche die zahlreichen Beispiele passiver Anpassungen, welche wir oben (S. 22 bis 25) zusammengestellt haben. Es befindet sich nicht eins darunter, welches sich mit den vielen Coaptationen, die an jedem Wirbeltierskelet zu konstatieren sind, messen läßt. Den höchsten Grad von Komplikation dürften unter den passiven Anpassungen die Mimikryfälle zeigen. Und doch wie roh ist bei strenger Beurteilung die Blattimitation bei einem *Kallima* oder einem *Phyllium*. Sie erfüllt ihren Zweck, aber doch nur, weil in dem Gewirr der natürlichen Blätter der Feind von vornherein darauf verzichtet, diese echten oder imitierten Blätter genau zu untersuchen, sonst würde er die Unterschiede bald erkennen. Ich verweise auf das S. 151 ff. Gesagte, aus dem schon hervorging, daß die passiven Anpassungen fast alle relativ einfach gebaut sind, und daß die wenigen unter ihnen, welche komplizierter Natur sind (*Kallima*, Arbeiter der sozialen Insekten), derartig sind, daß ihre Elemente nicht unbedingt in einer bestimmten Reihenfolge oder gleichzeitig aufzutreten brauchten; damit scheiden aber die letzteren aus dem Coaptationsproblem aus. Bei den aktiven aber liegt die Sache anders. Wenn die Hinterextremität eines Säugers ursprünglich nur zum Laufen diente und dann zum Springen umgewandelt wurde, so mußten zahlreiche Knochen des Beckens, der Wirbelsäule, des Armes und des Schultergürtels gleichzeitig oder fast

Digitized by Google

gleichzeitig und auch in harmonischer Reihenfolge abändern und ebenso viele Muskeln und andre Organe. Vom Lamarckschen Standpunkt aus erklärt sich diese komplizierte Kette von Veränderungen ohne Mühe, während selbst der enragierte Selectionist, wenn er an einem Beispiele das Problem praktisch zu analysieren sucht, auf viele Bedenken stoßen wird. Da die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften durch organische Reizleitung aus gewissen Tatsachen erschlossen werden mußte, und da somit auch Gebrauchswirkungen als erblich gelten müssen, so erklärt sich jener Unterschied zwischen aktiven und passiven Anpassungen in einfachster Weise, während er unverständlich bleibt, wenn man nur mit der natürlichen Zuchtwahl rechnet. Der enorme Gegensatz zwischen Tieren und Pflanzen erfährt so eine einfache Deutung. Den Pflanzen fehlen die Muskeln und die Nerven, d. h. diejenigen Gewebe, welche in erster Linie für die aktiven Anpassungen nötig sind, daher sind sie in ihrer phyletischen Entwicklung allein abhängig von den äußeren Faktoren, während das Tier aktiv durch die Art des Gebrauchs auf den Bau seiner Organe einzuwirken vermag und damit zum Teil selbst seine phyletischen Bahnen bestimmt. Die Erblichkeit der Gebrauchswirkungen bedeutet ein enormes Hilfsmittel in der phyletischen Differenzierung und einen gewaltigen Vorsprung der damit ausgerüsteten Lebewesen, d. h. der Tiere gegenüber den Pflanzen, welche sie nur in geringem Maße wegen ihrer einfacheren Gewebe besitzen können. Die Selection mußte selbst dazu beitragen, diesen Vorteil zu erhalten und zu steigern, sobald die Variabilität die ersten Anfänge derselben schuf. So betrachtet, sind Selectionismus und Lamarckismus keine unvereinbaren Gegensätze, sondern die Zuchtwahl mußte selbst zur Vervollkommnung dieser eminent nützlichen Fähigkeit, Gebrauchswirkungen zu vererben, beitragen.

2. Parallelismus zwischen Phylogenie und Ontogenie. Bei den vielzelligen Geschöpfen spielen sich im Laufe der Stammesgeschichte zwei Reihen von Veränderungen ab, die somatischen und diejenigen des Keimplasmas. In demselben Maße, wie die Organe aktiv durch veränderte Lebensweise und passiv durch den Wechsel der äußeren Faktoren umgestaltet werden, muß auch die Zusammensetzung des Keimplasmas eine andre werden. Bei Besprechung der rudimentären Organe (S. 261) haben wir gesehen, daß die Rückbildungen bedingt werden durch eine Abkürzung oder auch durch eine Verlangsamung der Ontogenie. Umgekehrt werden komplizierte und wichtige Organe besonders früh angelegt, wie z. B. das Gehirn der Amnioten, das Auge der Vögel. Wie erklärt sich dieser Parallelis-

Digitized by Google

mus zwischen Phylogenie und Ontogenie? Alle Veränderungen beruhen auf Variabilität und damit direkt oder indirekt auf dem Wechsel der äußeren Faktoren. Nach Ansicht der Weismannschen Schule liegen allen Abänderungen der Ontogenie und damit des fertigen Körpers nur blastogene Variationen zugrunde. Alle somatischen Erwerbungen sind gleichgültig und gehen nicht in den erblichen Bestand über; es existiert kein wirklicher Parallelismus zwischen Veränderungen des fertigen Körpers und des Keimes, sondern es gibt nur zufällige, d. h. in ihren Ursachen nicht näher erkennbare Keimesvariationen, zwischen denen die Zuchtwahl ausliest und die guten erhält und die schädlichen ausmerzt. Gegen diese Auffassung ergeben sich zwei schwere Bedenken. Man denke sich eine Art, die sich in einer Periode erblicher Umgestaltung befindet, etwa ein Wassertier, das zum Landaufenthalt übergeht, oder einen Landsäuger, welcher sich ähnlich wie die Fischottern an das Leben im Wasser anpaßt. Wie erklärt es sich, daß nun gerade zu dieser Zeit eine so außerordentliche Variabilität der Keimplasma-Anlagen einsetzt? Die Eier pflegen durch ihre Schale oder durch den Aufenthalt im mütterlichen Körper vortrefflich gegen die Reize der Außenwelt geschützt zu sein, und die Experimente der Entwicklungsmechaniker zeigen, daß man sie allen möglichen physikalischen und chemischen Einflüssen aussetzen kann, ohne dadurch specifische Unterschiede hervorzurufen. Ja trotz aller Schikanen, welchen die Eier oder Embryonalstadien unterworfen werden, kleben sie mit großer Zähigkeit an den altererbten Entwicklungsbahnen. Solche Erfahrungen und Erwägungen sprechen sehr gegen die Ansicht der Neodarwinisten, daß jede ontogenetische und phylogenetische Abänderung blastogenen Ursprunges sein muß. — Aber stellen wir uns einmal auf diesen Standpunkt und schreiben wir den Eiern eine sehr hohe Variabilität der Anlagen zu. Dann stoßen wir wieder auf das eben für die aktiven Anpassungen behandelte Coaptationsproblem. Wie erklärt es sich, daß alle diese zahllosen blastogenen Variationen, die bei der Entstehung eines Wales aus einem Landsäuger nötig waren, in der richtigen Reihenfolge und, wo es nötig war, gleichzeitig auftraten, zumal die Reize der Außenwelt doch nur indirekt auf sie einwirken konnten? Diese Schwierigkeiten werden bedeutend herabgesetzt, wenn wir annehmen, daß somatische Veränderungen von genügender Intensität und Dauer erblich sind. Das Soma ist den Reizen der Außenwelt im vollen Maße ausgesetzt, und damit ist eine andauernde Quelle der Variabilität geschaffen, welche durch Vererbung auf das Keimplasma der Keimzellen übertragen wird.

Digitized by Google

Das harmonische Zusammenspiel der Variationen erklärt sich dann so, daß nur solche Organe in erster Linie variieren, welche durch die veränderte Lebensweise beeinflußt werden. Es findet kein schrankenloses Variieren aller Determinanten der Keimzellen statt, sondern diejenigen verändern sich in erster Linie, welche durch die somatische Reizleitung erregt werden. So erleichtert auch in diesem Falle die Lamarcksche Auffassung das Verständnis meines Erachtens außerordentlich.

IV. Zusammenfassung und Grenzen der Vererbung somatischer Veränderungen.

Unsre Beweisführung gegen Weismann stützte sich bis jetzt auf folgende Punkte. Wir sahen zuerst, daß ein Übertragungsmodus vom Soma auf die Keimzellen sich sehr wohl vorstellen läßt und sich gut verträgt mit den zurzeit herrschenden cytologischen Ansichten. Wir lernten dann die Tatsachen kennen, welche eine Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen. Die Möglichkeit einer solchen Vererbung ist experimentell dargetan für die Simultanreize (parallele Induktion), sie folgt mit Notwendigkeit aus einer Analyse der Rückbildungen für die Vererbung durch Leitungsreize (somatische Induktion). Es ist selbstverständlich, daß der experimentelle Beweis viel zwingender ist als der deduktive, und es ist zuzugeben, daß ein experimenteller Beweis für die Vererbung einer Gebrauchswirkung (funktionellen Abänderung) noch nicht erbracht ist. Endlich sahen wir, daß das harmonische und gleichzeitige Variieren zahlreicher Merkmale, wie es für die Entstehung der komplizierten aktiven Anpassungen und für den onto-phylogenetischen Parallelismus verlangt werden muß, sich nur vom Lamarckschen Standpunkt aus leicht verstehen läßt und somit indirekt für diese Auffassung spricht.

Hier seien zum Schlusse dieses Abschnittes noch die Grenzen einer somatischen Vererbung durch Reizleitung angedeutet, denn nur wer diese kennt, wird begreifen, warum die Weismannsche Auffassung so zahlreiche Anhänger unter unsern bedeutendsten Biologen gewinnen konnte. Bei der somatischen Induktion gelangt offenbar der Reiz nur in sehr abgeschwächtem Grade bis zum Keimplasma, und es müssen daher viele Generationen demselben Reiz nacheinander ausgesetzt werden, bis die Vererbung äußerlich sichtbar wird. Daraus folgt die Unmöglichkeit oder wenigstens die sehr geringe Wahrscheinlichkeit, auf experimentellem Wege den Nachweis einer funktionellen Vererbung zu erbringen. Der Krüppelfuß der

Digitized by Google

Chinesinnen würde ein geeignetes Studienobjekt sein, wenn nicht der gegenteilige Einfluß des normalen väterlichen Fußes (bzw. der zugehörigen Determinante) zu erwarten wäre. Immerhin müßte an einem großen Material festgestellt werden, ob nicht eine Tendenz zur erblichen Verkrüppelung nachzuweisen ist. Ferner muß der Reiz eine genügende Stärke haben, um überhaupt von irgend einem Teil des Soma bis zu den Keimzellen vorzudringen. Vermutlich werden die Blattgallen niemals vererbt, weil sie diese Bedingung nicht erfüllen. — Zahlreiche Tatsachen lehren, daß Amputationen von Organen oder von Organstücken (abgeschnittene Schwänze, kupierte Ohren, Beschneidung u. dgl.) niemals erbliche Folgen haben. Auch dies ist leicht zu verstehen, denn wenn die somatischen Determinanten entfernt werden, können sie nicht mehr einen Erregungszustand zu den korrespondierenden Anlagen der Keimzellen weiterleiten, geschweige diese letzteren vernichten, und dies müßte doch zunächst geschehen, um die Wiederkehr des entfernten Organs in der nächsten Generation zu verhindern. Selbst eine Vererbung der Narbe kann nicht erwartet werden, solange diese Wiederkehr stattfindet, denn die Stelle der Narbe ist ja schon von dem Organ präokkupiert. Es ist daher nicht richtig, wenn viele Biologen sich Weismann angeschlossen haben wegen der Nichtvererbung von Verstümmelungen. — Was die Vererbung psychischer Eindrücke anbetrifft, so werden gewiß die meisten Instinkte der niederen Tiere auf blastogenen Variationen beruhen. Aber Weismann scheint mir zu weit zu gehen, wenn er die Möglichkeit der Entstehung eines Instinktes durch Vererbung von Erfahrung leugnet. Weshalb soll nicht der Wanderflug der Vögel dadurch zum angeborenen Trieb geworden sein, daß die allgemeinen Eindrücke der rauhen Jahreszeit (Kälte, Futtermangel) erblich wurden. Daß die Muttersprache niemals erblich wird, erklärt sich aus ihrer großen Kompliziertheit. Dagegen besitzt der Mensch manche Instinkte (Furcht beim Anblick eines Toten oder eines Gewitters), die sehr wohl auf vererbter Erfahrung beruhen könnten. Diese Frage nach der Erblichkeit oder Nichterblichkeit psychischer Eindrücke ist zurzeit noch zuwenig geklärt, um mit in die Debatte gezogen werden zu können.

B. Die Vererbungsgesetze bei Kreuzungen.

Für die Entstehung der Arten ist neben dem eben behandelten Kapitel der Vererbungslehre noch ein andres von der allergrößten Bedeutung. Wenn die Eltern in demselben Merkmale eines Or-

Digitized by Google

gans voneinander differieren, z. B. in der Farbe der Haare oder in der Zahl der Zehen, wie verhalten sich dann die Nachkommen? Früher wurde angenommen, daß die Kinder in der Regel das Mittel aus den Eigenschaften der Eltern darstellen, daß also eine intermediäre Vererbung stattfindet. War der Vater dunkel- und die Mutter hellgefärbt, so sollten die Kinder einen mittleren Farbton aufweisen. Hieraus ergab sich weiter die Lehre von dem verwischenden Einfluß der Kreuzung, daß nämlich eine nur in wenigen Exemplaren sich zeigende Varietät sich der Überzahl der Stammform gegenüber nicht zu halten vermag, sondern von dieser nach und nach unterdrückt wird, weil die wenigen Individuen der Varietät nicht unter sich, sondern mit der Hauptrasse copulieren werden und ihre Nachkommen ebenfalls, bis schließlich die Merkmale der Varietät so »verdünnt« werden, daß sie äußerlich nicht mehr sichtbar hervortreten.

Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß neben dieser intermediären, verschmelzenden Vererbung noch ein zweiter Typus vorkommt, bei dem die Merkmale der Eltern in den Kindern und Enkeln unverändert wieder erscheinen, was als alternative, spaltende oder auch nach ihrem Entdecker Gregor Mendel als mendelnde Vererbung bezeichnet wird. Die Gegensätze zwischen der intermediären und der spaltenden Vererbung sind nicht immer scharf, sondern in derselben Generation kann ein Teil der Individuen dem einen Typus, ein andrer Teil dem andern folgen. Endlich ist nicht zu vergessen, daß wir erst am Anfange dieser Kreuzungsstudien stehen, und daß sich daher die descendenztheoretische Bedeutung der verschiedenen Vererbungsformen noch nicht klar übersehen läßt. Die Natur arbeitet auch auf diesem Gebiete nicht nach einem Schema, sondern nach mehreren, die durch Übergänge verbunden sind, ohne daß sich zurzeit die Verbreitung dieser verschiedenen Vererbungsformen bei den in der freien Natur stattfindenden Kreuzungen abschätzen ließe.

Im allgemeinen scheint der Satz zu gelten, daß die Merkmale nahverwandter Formen, also von Rassen und Varietäten, spalten, diejenigen entfernterer Formen, also von verschiedenen Arten und Gattungen, zur Verschmelzung neigen. Es ist also gerade umgekehrt, wie man von vornherein hätte erwarten sollen. Jeder Biologe würde zunächst vermutet haben, daß die Charaktere nächster Verwandter auf Grund ihrer inneren Ähnlichkeit zu einer Mittelform verschmelzen, diejenigen verschiedener Arten sich wegen ihrer Unähnlichkeit abstoßen würden. Dies ist aber, wie sehr viele Beobach-

Digitized by Google

tungen lehren, nicht der Fall. Wir erkennen hier ein sehr wichtiges Hilfsmittel für die Erhaltung neuer Merkmale, die keineswegs, wenn sie an wenigen Individuen auftreten, sofort durch den verwischenden Einfluß der Kreuzung wieder vernichtet werden, sondern sich leicht über viele Individuen ausbreiten können. Sind aber anderseits die Formen im Laufe der Evolution sich so entfremdet, daß sie als verschiedene Arten gelten können, so haben sie erfahrungsgemäß normalerweise nicht mehr die Neigung zu copulieren, und die auf dieser Stufe existierende intermediäre Vererbung vermag ihren verschmelzenden Effekt gar nicht zu betätigen. Die Vererbungsgesetze scheinen also darauf zugeschnitten zu sein, neue Formen zu begünstigen und zu erhalten, falls sie der Feuerprobe des Kampfes ums Dasein gewachsen sind. Sie hemmen die Spaltung einer Art in Rassen und Varietäten in keiner Weise, wie es der Fall sein würde, wenn jede eben entstandene Veränderung bei Kreuzung mit der Stammform sofort durch diese reduziert würde.

Als ein zweites allgemeines Resultat hat sich ergeben, daß die Merkmale der gekreuzten Tiere oder Pflanzen gesondert zu studieren sind, weil sie in der Vererbung ganz unabhängig voneinander sind. Jedes Individuum ist nicht als eine Einheit, sondern als ein Mosaik von Einheiten anzusehen. Bei Hühnern z. B. sind die einzelnen Charaktere: Form des Kammes, Farbe der Beine, Farbe des Gefieders, Zahl der Zehen, Form der Nasenlöcher, Bau des Schädels usf. voneinander ganz unabhängig. Der eine kann dieser, der andre jener Vererbungsregel folgen. Dieses »Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale« spricht in hohem Maße für die Richtigkeit der Determinantenlehre, denn es ist nur verständlich, wenn jeder »Vererbungseinheit« ein besonderer Teil des Keimplasmas entspricht. Dieses Gesetz zwingt uns, bei Vererbungsstudien nicht die ganzen Tiere, sondern die Charaktere gesondert zu vergleichen, also den Kamm des ♂ mit dem Kamm des ♀, die Beinfarbe des ♂ mit der Beinfarbe des ♀ usf. Es werden also, wie man sich ausdrückt, »gepaarte Eigenschaften« miteinander verglichen, die auch wohl als »antagonistisch« oder als »allelomorph« bezeichnet werden. In seltenen Fällen besitzt der eine der Eltern eine Eigenschaft, die dem andern völlig abgeht und die dann als »ungepaart« bezeichnet wird. Man spricht von Mono-, Di-, Trihybriden usw., je nachdem die Eltern des Bastards in einem, zwei, drei oder mehr Merkmalen differierten, was von Wichtigkeit ist, weil sich hiernach die Zahl der möglichen Kombinationen dieser Merkmale in den Bastarden richtet. In den folgenden Schemata bedeutet *P* (Parentes) die

Digitized by Google

Eltern; F_1, F_2 . . . die aufeinander folgenden Generationen, wobei angenommen wird, daß jede Paarung auf Selbstbefruchtung oder auf Inzucht (Kreuzung von Geschwistern) beruht, um die Einführung neuer fremder Erbeinheiten zu vermeiden. Da es für die Abstammungslehre von wesentlicher Bedeutung ist, ob die Kreuzungsresultate an nahverwandten Formen (Linien, Rassen, Varietäten, Unterarten), oder an ferner stehenden Geschöpfen, die im allgemeinen als verschiedene Arten gelten, beobachtet wurden, so gehen wir von dieser Einteilung aus.

I. Kreuzung nahverwandter Formen.

Hier kommen fünf verschiedene Modi vor, von denen drei darin übereinstimmen, daß in F_1 oder F_2 die Charaktere der beiden Eltern hinsichtlich desselben Organs unverändert oder fast unverändert sich zeigen. Es herrscht also dann keine Verschmelzung, sondern alternative, spaltende Vererbung. Es sei a das Merkmal des einen Elters (z. B. dunkles Gefieder), b das entsprechende des andern Elters (z. B. weißes Gefieders). Tritt in F_1 nur die Eigenschaft des einen Elters auf, so heißt sie dominant (= D), und die verdrängte wird als die »recessive« (= R) bezeichnet. Die Unterschiede dieser fünf Vererbungsregeln sind aus der folgenden Übersicht zu erkennen:

Bezeichnung	F_1	F_2	Vorkommen
Gewöhnl. Mendelom (Pisumtypus)	einförmig, nur die dominante (D) Eigenschaft	gespalten in $\underbrace{1\,DD : 2\,DR}_{= 3\text{ dominant}} : 1\,RR$ = 3 dominant : 1 recessiv	in universeller Verbreitung bei Tieren und Pflanzen, gilt zuweilen auch für physiol. Eigenschaften
Zea-Mendelom	einförmig, intermediär $= \widehat{DR}$	gespalten in $1\,DD : 2\,\widehat{DR} : 1\,RR$ = 1 dominant, 2 intermediär, 1 recessiv	vereinzelt bei Tieren und Pflanzen: Maisendosperm, Blütenfarben, Ährenform von Roggen, Farben von Schmetterlingen
Mutationskreuzungen	zweiförmig, gespalten in die Eigenschaften der Eltern; zuweilen auch dreiförmig, indem noch die Eigenschaft d. gemeinsamen Stammform hinzukommt	Jede Sorte von F_1 unter sich vermehrt, bleibt entweder konstant oder spaltet in die beiden P	bekannt von den DE VRIESschen Mutationen der Oenothera lamarckiana, von *Hieracium*-Kreuzungen, von Schmetterlingen, Käfern, Säugern usw.
Mosaikvererbung	einförmig $= a + b$	meist nicht konstant	selten, bei gescheckter, getigerter Färbung der Tiere
Intermediäre Vererbung	$\frac{a+b}{2}$	konstant	Mulatten, häufig bei Tieren und Pflanzen

Digitized by Google

A. Die Mutationskreuzungen sind noch so wenig bekannt, daß ich sie nicht ausführlich berücksichtigen will, zumal sie sich von den echten Mendelomen nur darin unterscheiden, daß sie schon in F_1 in die beiden elterlichen Formen zerfallen. Sie wurden beobachtet von DE VRIES bei den Kreuzungen der Oenothera-Mutationen, von MCCRACKEN bei Kreuzungen der schwarzen und der gefleckten Form des Blattkäfers *Melasoma* (Lina) *scripta*, von STANDFUSS bei Kreuzungen von Schmetterlingen (Stammform $\times$ var., z. B. *Psilura monacha* $\times$ var. *eremita*, *Aglia tau* $\times$ var. *lugens*). Auch das Anconschaf soll bei Kreuzungen mit andern Rassen nie Mittelformen gegeben haben (vgl. GROSS, 1906, und EWART, 1901, S. 486), sondern die Bastarde waren stets nach beiden Eltern gespalten. Wird jede Sorte von F_1 unter sich gepaart, so können sie sich entweder als konstant erweisen, wie dies z. B. DE VRIES beobachtete, oder sie spalten weiter in die beiden Eltern. So fand COUTAGNE (1902) bei Kreuzung von zwei Rassen des *Bombyx mori* mit nur weißen bzw. nur gelben Kokons, daß F_1 gespalten war in 219 weiße und 240 gelbe ohne Zwischenformen. Diese zwei Sorten F_1, jede unter sich gekreuzt, zerfielen wiederum in weiß und gelb, und zwar ungefähr im Verhältnis von dreimal die eigne Farbe zu einmal die andre.

B. Mendelsche Regel. Am wichtigsten sind zweifellos diejenigen Vererbungsmodi, welche nach ihrem Entdecker, dem Brünner Augustinerpater GREGOR MENDEL genannt werden und die neuerdings von DE VRIES (1903), TSCHERMAK (1905, 1906), CORRENS (1905), BATESON (1902—6) DAVENPORT (1906) u. a. eifrigst studiert und in ihrer universellen Verbreitung bei Kreuzungen naheverwandter Pflanzen oder Tiere nachgewiesen worden sind. Ihre Charakteristik gebe ich hier fast mit denselben Worten wieder wie in einem früheren Vortrage (PLATE, 1907), auf den auch hinsichtlich weiterer Literatur verwiesen sein mag.

Charakteristisch für diesen Vererbungsmodus ist in erster Linie folgendes: F_1 ist einförmig, F_2 ist mehrförmig, indem die Eigenschaften beider P und zuweilen auch von F_1 wieder zum Vorschein kommen, eine Tatsache, die kurz als Spaltung bezeichnet wird. Sehr häufig kommt hierzu eine zweite charakteristische Erscheinung, die sog. Dominanz oder Prävalenz, daß nämlich F_1 nur den Charakter des einen Elters, des »dominanten«, zeigt, während derjenige des andern, des »recessiven«, in F_1 vollständig unterdrückt ist. In andern Fällen steht F_1 zwischen den beiden P, es fehlt die Dominanz, und da gewisse Eigenschaften des Mais sich so verhalten, spricht man dann

Digitized by Google

vom Zeatypus der Mendelschen Vererbung. Indem wir jeden der Mendelschen Regel folgenden Vererbungsfall als »Mendelom« bezeichnen, ergeben sich die folgenden Schemata, in denen die reinzüchtenden Formen dick gedruckt sind:

$P: a \times b$

Echtes Mendelom (Pisumtypus) a = dominant, b = recessiv		Zea-Mendelom $\widehat{ab}$ = intermediär
$\overbrace{a}$	F_1	$\overbrace{\widehat{ab}}$
$a \quad a \quad a \quad b$	F_2	$a \quad \widehat{ab} \quad \widehat{ab} \quad b$
$a \quad \overbrace{a \quad a} \quad b \quad b$	F_3	$a \quad a \quad \widehat{ab} \quad \widehat{ab} \quad b \quad b$
$a \quad a \quad \overbrace{a \quad a} \quad b \quad b \quad b$	F_4	$a \quad a \quad a \quad \widehat{ab} \quad \widehat{ab} \quad b \quad b \quad b$

Bei den echten Mendelomen entspricht also F_1 dem dominanten Elter; F_2 setzt sich zusammen aus 75 % a und 25 % b. Die letzteren züchten, wenn sie untereinander gekreuzt werden oder bei Selbstbefruchtung, rein. Von den a-Formen bleibt nur $^1/_3$ konstant und ergibt immer wieder a-Formen, die übrigen $^2/_3$ wiederholen dasselbe Schema des Zerfalls in 75 % a und 25 % b.

Die Zea-Mendelome zeigen nur den Unterschied, daß die inkonstanten Formen schon äußerlich erkennbar sind, indem sie einen intermediären Anstrich haben.

Eine einleuchtende Erklärung für diese Gesetzmäßigkeiten hat schon Mendel gegeben. Ist D die dominante Eigenschaft des Tieres a, R die recessive des Tieres b, so enthält F_1 die Anlagen beider Eigenschaften, ist also DR, wenngleich äußerlich nur D hervortritt. In den Keimzellen von F_1 tritt nun wieder eine Trennung dieser Eigenschaften ein, die eine Hälfte der Eier erhält nur D, die andre nur R, und dasselbe gilt für die Samenfäden. Werden also die F_1 untereinander gekreuzt, so ergibt sich

$$D + R \text{ (Eier)} \times D + R \text{ (Samenfäden)} = DD + 2\,DR + RR,$$

d. h. DD und RR enthalten nur eine Sorte von Anlagen, sie sind »homozygot oder gleichgepaart«, und vererben daher diese konstant; die DR-Tiere jedoch besitzen zwei verschiedene Anlagen (heterozygot, ungleichgepaart), obwohl äußerlich nur die eine, die dominante, sichtbar wird, und sie vererben infolgedessen inkonstant, d. h. sie spalten wieder in 75 % D- und 25 % R-Formen.

Digitized by Google

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich, daß der Grundgedanke des Mendelismus nicht die Dominanz ist — diese fehlt beim Zeatypus und kann auch bei echten Mendelomen mehr oder weniger unvollkommen sein —, sondern die Reinheit der Keimzellen (Gameten) der Bastarde, indem jeder Ei- und Samenkern nur eine Anlage eines antagonistischen Paares erhält. Es ist, um ein Bild zu gebrauchen, als ob beide Paarlinge eine unglückliche Ehe geschlossen hätten und froh wären, möglichst bald auseinander zu kommen. Jeder sucht sich eine Keimzelle für sich aus und freut sich, hier allein hausen zu können.

Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, daß diese Theorie der Gametenreinheit sicherlich in vielen Fällen nicht zutrifft, indem oft genug mehr oder weniger scharf ausgesprochene Abweichungen von der Mendelschen Regel beobachtet werden. Diese machen sich dadurch bemerklich, daß

1. die Dominanz bzw. die Recession unvollkommen sind, d. h. in F_2 zeigen die DD, die auch wohl die »extrahierten« oder die »abgeleiteten« Dominanten genannt werden, nicht vollkommen die Eigenschaft des Großelters a, sondern erinnern etwas an b, und umgekehrt machen die extrahierten Recessiven dieser Generation nicht ganz den Eindruck des Großelters b, sondern ähneln etwas dem a. Man kann diese Erscheinung nur so deuten, daß die DD-Tiere auch etwas von der Eigenschaft R und die RR etwas von den D enthalten. Die Keimzellen, aus denen sie hervorgingen, waren also nicht, wie die Theorie behauptet, homozygot, sondern in Wirklichkeit etwas heterozygot. Weiteres hierüber siehe sub F.

2. Stimmen die Zahlenverhältnisse keineswegs immer mit den Mendelschen Proportionen überein (3 : 1 oder den hiervon ableitbaren Zahlen), und zwar auch dann, wenn ein sehr großes Material untersucht wurde. Der Leser vergleiche z. B. die Arbeiten von McCracken.

3. Soll es nach Morgan (1906) vorkommen, daß ein extrahiertes Recessiv (also b in F_2) bei Kreuzungen mit einer Rasse c, die nicht a latent in sich enthält, doch unter seinen Nachkommen a zum Vorschein kommen läßt, was beweisen würde, daß dieses a latent in jenem b vorhanden gewesen sein muß. Um diese Abweichung zu erklären, hat Morgan eine Theorie der alternativen Dominanz und Latenz der Eigenschaften in den Keimzellen aufgestellt. Er nimmt an, daß alle Keimzellen von a in F_1 D und R enthalten, aber so, daß in der einen Hälfte R latent ist, in der andern D. Die Keimzellen sind also teils $D(R)$, teils $R(D)$. Daraus ergibt sich:

Digitized by Google

$$D(R)+R(D) \times D(R)+R(D) = D(R)D(R)+2D(R)R(D)+R(D)R(D)$$
$$= 1\,D(R) + 2\,D(R)\,R(D) + 1\,R(D),$$
also äußerlich $= 3\,D + 1\,R$, d. h. die Mendelsche Proportion.

Diese Morgansche Erklärung kann aber nicht eher acceptiert werden, als bis die sub 3 erwähnte Beobachtung als richtig gedeutet erwiesen ist, da möglicherweise *a* latent in *c* vorhanden war, und bis weiter gezeigt ist, daß auch das eine *D(R)*-Tier tatsächlich *R* latent enthält. Es ist übrigens klar, daß die so wechselnden Zahlenverhältnisse auch durch die Morgansche Theorie nicht erklärt werden, sondern nur unter der Annahme verständlich sind, daß beide antagonistische Anlagen in sehr verschiedener Intensität in jeder Keimzelle vorhanden sein können, und daß alle Übergänge zwischen homo- und heterozygoten Keimzellen vorkommen. Mit andern Worten: es gibt keine scharfe Grenze zwischen alternativer und intermediärer Vererbung.

C. Weite Verbreitung der Mendelschen Vererbung. Faßt man nun die Dominanz bzw. die Recession und die Mendelsche Proportion nicht als absolute, sondern als mehr oder weniger variable Erscheinungen auf, so ist diese Art der Vererbung ungemein weit verbreitet, denn es folgen ihr bei Rassenkreuzungen fast alle Unterschiede. Ich gebe hier eine kleine Übersicht von hauptsächlich tierischen Mendelomen, wobei die dominanten Paarlinge voran, die recessiven in ( ) gestellt sind. Das stammesgeschichtlich ältere Merkmal ist mit * bezeichnet.

Hühner: Erbsenkamm (einfacher Kamm*), Rosenkamm (einfacher Kamm*), enge Nasenlöcher (hohe, weite), solides Schädeldach* (Gehirnauswuchs mit domförmigem Schädel), Kopfhaube (glatter Kopf*), normale Feder* (Seidenfeder), Schwanzfedern* (ohne diese, Kaulhuhn), Beinfedern (glatte Läufe*), Albinismus (pigmentiertes Gefieder*), schwarze Haubenfedern (weiße), fünfte Zehe (vierzehig*).

Enten: die gewöhnliche Stockentenfärbung* (weiß).

Rinder: Hornlosigkeit der Aberdeen Angus, Galloway (gehörnt*).

Schafe: Hörner der Dorsets* (Hornlosigkeit der Suffolks).

Mäuse: Pigment* (Albinismus).

Meerschweinchen: Wildfarbe* (jede andre Färbung und Scheckung), kurzhaarig* (langhaarig), rosettenhaarig (kurzhaarig*).

Mensch: bei Negern Pigment* (albinotische Färbung); bei Weißen Finger und Zehen mit zwei Phalangen (normal*).

Digitized by Google

Helix nemoralis und *hortensis*, die gemeine Hain- und Gartenschnecke: ungebänderte Schale (fünfbänderig), rote Schale (gelb).

Während diese Beispiele sich nur auf morphologische Eigenschaften beziehen, zeigt es sich, daß auch manche physiologische Charaktere mendeln, z. B.:

Mäuse: normale Bewegung* (Tanzen der Tanzmäuse).

Hühner: Trieb zum Brüten* (schlechtes Brüten).

Weizen: Rostempfänglichkeit ist nach Biffen (1906, S. 373) bei gewissen Sorten dominant über Immunität.

Vegetationszeit: die zweijährige Periode von Hyoscyamus niger ist nach Correns dominant über die Einjährigkeit von H. pallidus, und Tschermak zeigte, daß bei Roggenbastarden der Sommer- bzw. Wintertypus nach dem Zeamodus mendelt.

D. Ein fester Anhalt zur **Vorausbestimmung, ob ein Merkmal sich dominant oder recessiv** verhalten wird, hat sich bis jetzt noch nicht ergeben. de Vries und manche andre Forscher haben gemeint, daß die stammesgeschichtlich älteren Charaktere überwiegend dominant, die jüngeren recessiv seien; es zeigt sich aber, wenn man eine größere Liste von antagonistischen Merkmalen, wie die obige, durchsieht, sehr bald, daß das phyletische Alter für diese Verhältnisse bedeutungslos ist: bei Hühnern sind z. B. Albinismus, Kopfhaube, Beinbefiederung und die Extrazehe, also zweifellos neue Erwerbungen, dominant. Es ist von historischem Interesse, daß der bekannte Tierzüchter Kühn schon im Jahre 1888 zeigte, daß aus einer Kreuzung von Merino ♂ × Muflon ♀ ein Tier entstand, welches in Körperform, Unterdrückung des Haarwechsels, Wollbildung und weißer Farbe ganz nach dem domestizierten Vater geschlagen war und nur in dem kürzeren Schwanz an die mütterliche Wildform erinnerte; hier hatten sich also alle Kulturmerkmale als dominant erwiesen. Schon die naheliegende Erwägung, daß, wenn die älteren Merkmale immer dominant wären und alle jüngeren unterdrückt würden, eine Weiterentwicklung unmöglich wäre, lehrt die Unrichtigkeit dieser Auffassung.

Mit größerer Berechtigung behauptet neuerdings Davenport als »vorläufige Hypothese«, daß ein positives Merkmal in der Mehrzahl der Fälle dominant ist über den fehlenden (latenten) Zustand; so dominiert bei Hühnern die Haube über den glatten Kopf, die normale Feder mit Verhakung der Seitenstrahlen über die Seidenfeder ohne diese Verbindung, der Schwanz über Schwanzlosigkeit, und bei Säugetieren und Blütenfarben allgemein Färbung über Farblosigkeit.

Digitized by Google

Aber es gibt auch viele Ausnahmen: die gewiß positive Hirnausstülpung der Houdan-Hühner verhält sich recessiv, und ebenso bei Meerschweinchen langes Haar im Vergleich zu kurzem, und bei Schnecken die gebänderte Schale im Gegensatz zur ungebänderten. Bei dem oben erwähnten kalifornischen Blattkäfer (*Melasoma scripta*) ist die Hauptform mit gelben, schwarzgefleckten Flügeldecken dominant über die schwarze Varietät (überall schwarz, nur die Ränder des Halsschildes bleiben wie bei der Hauptform rot), obwohl doch der dunkle Farbstoff sicherlich ein positives Merkmal ist; endlich ist diese schwarze Varietät wieder dominant über eine noch jüngere und sehr seltene, überall schwarze Aberration. Bei dieser Art ist also jede phyletisch ältere Form dominant über eine jüngere. Noch auffallender ist, daß sogar derselbe Charakter bei nahen Verwandten bald dominant, bald recessiv sein kann: vergleiche in obiger Liste das Verhalten der Hörner bei Rindern und Schafen, wozu als weiteres Beispiel nach Davenport erwähnt sein mag, daß Weiß bei Hühnern für gewöhnlich dominiert über gefärbtes Gefieder, aber in den Kreuzungen des weißen Seidenhuhns mit Strupphuhn, Wildhuhn und Minorcas sich als recessiv erweist; ebenso verhalten sich nach Bateson weiße Bantams recessiv gegen schwarze. Nach Hink (Jahrb. deutsch. Landwirt. Ges. 22, 1907, S. 165) ist Weiß dominant bei der Kreuzung des roten Tamworth-Schweins mit der weißen Yorkshire-Rasse, während sonst bei Säugern Albinismus recessiv ist. Endlich bleibt noch die Schwierigkeit bestehen, daß ein Merkmal in verschiedener Weise auftreten kann, ohne daß sich sagen ließe, der eine Zustand sei positiver als der andre, z. B. wenn die Farbe der Mäuse grau, braun, gelb oder schwarz ist und dabei grau über schwarz dominiert. Aus allem folgt, daß zurzeit noch keine zuverlässige Regel für das Auftreten der Dominanz und der Recession hat abgeleitet werden können, daß aber im allgemeinen das positive Merkmal dominiert. Es siegt also meist der höhere Zustand über den niederen, die Neubildung über die bis dahin vorhanden gewesene einfachere Form; das Verhalten ist ganz so wie man von vornherein erwarten muß, da doch die Organisation im Laufe der Stammesgeschichte progressiv von unten nach oben anzusteigen pflegt. Die nicht veränderten Individuen der Art geraten dadurch gegen die veränderten ins Hintertreffen und werden allmählich von diesen verdrängt.

E. Die große descendenztheoretische Bedeutung der echten Mendelschen Regel besteht also darin, daß sie zeigt, wie eine aus wenigen Individuen bestehende Varietät (Singularvaria-

Digitized by Google

tion) die volkreiche Stammform (Pluralvariation) zu verdrängen vermag — vorausgesetzt, daß jene streng dominant, diese streng recessiv sich verhält —, ohne daß der Kampf ums Dasein oder geographische bzw. biologische Isolation (siehe hierüber die nächsten Abschnitte) hierbei mitwirken. Die neue Varietät wird allein infolge ihrer stärkeren Vererbungskraft im Laufe der Generationen zur herrschenden Rasse.

Um diesen wichtigen Prozeß näher zu beleuchten, nehmen wir zunächst an, die neue Varietät (D) unterscheide sich von der alten nur in einer Eigenschaft und sei nur in einem einzigen Individuum durch plötzliche Keimplasma-Änderung aufgetreten, und weiter daß jedes Paar der betreffenden Art vier Nachkommen erzeuge. Die erste Paarung ergibt $F_1 : 1\,(D \times R) = 4\,DR$, also dem Äußeren nach $= 4$ D-Individuen. Diese vier Exemplare werden sich voraussichtlich nicht unter sich paaren, sondern jedes mit einem der an Zahl ihnen so sehr überlegenen R-Tiere. Daraus ergibt sich

$F_2 : 4\,(DR \times R) = 8\,DR + 8\,RR$, also dem Äußeren nach $= 8$ D-Individuen.

$F_3 : 8\,(DR \times R) = 16\,DR + 16\,RR$, also dem Äußeren nach $= 16$ D-Individuen.

Mit andern Worten bei n Nachkommen in jedem Wurf steigt die Zahl der Individuen der neuen Varietät in jeder Generation um $\frac{n}{2}$, obwohl diese Rasse ursprünglich nur in einem Exemplar auftrat. Dieses rapide Anwachsen kann natürlich durch den Kampf ums Dasein gehemmt oder gar aufgehoben werden. Ist die neue Eigenschaft von D schädlich, so werden in F_1 alle vier Exemplare zugrunde gehen, und die Rasse wird damit verschwinden. Aber selbst wenn die neue Eigenschaft indifferent oder gar nützlich ist, bleibt die Gefahr sehr groß, daß die wenigen Individuen von F_1, F_2 oder F_3 durch katastrophale Elimination (siehe S. 161), die bei jeder Art eine große Rolle spielt, vernichtet werden. Wiederholt sich aber jene Keimplasma-Änderung, d. h. zeigt sich bald hier, bald dort ein Exemplar der neuen Varietät unabhängig von dem andern, so wird über kurz oder lang ein günstiger Zufall das Eingreifen der katastrophalen Elimination verhindern, und die dominante neue Rasse wird rasch an Zahl zunehmen. Ist dann schließlich das Stadium erreicht, daß die D- und die R-Formen gleich häufig sind, so werden drei verschiedene Paare sich in annähernd gleicher Zahl bilden:

Digitized by Google

$$= \underbrace{D \times D}_{4\,DD} \quad \underbrace{D \times R}_{\substack{4\,DR, \\ \text{äußerlich gleich} \\ D}} \quad \underbrace{R \times R}_{4\,RR} \Bigg\} \text{ also als Resultat } {}^2/_3\,D + {}^1/_3\,R.$$

Daraus ergeben sich weiter folgende Paare in gleicher Häufigkeit:

$$\begin{aligned}
DD \times DD &= 4\,DD \\
DD \times DR &= 2\,DD + 2\,DR \\
DD \times RR &= 4\,DR \\
DR \times DR &= 1\,DD + 2\,DR + 1\,RR \\
DR \times RR &= 2\,DR + 2\,RR \\
RR \times RR &= 4\,RR \\
&\overline{7\,DD + 10\,DR + 7\,RR,}
\end{aligned}$$

also für die äußere Betrachtung $17\,D : 7\,R$, was für D wiederum ein etwas günstigeres Verhältnis bedeutet als bei der vorigen Generation, wo es 2 : 1 betrug.

Unsre Betrachtung lehrt uns demnach folgendes. Unterscheidet sich die neue Rasse von der alten durch ein positives Merkmal, so wird sie in vielen Fällen dominant sein und wird dann, selbst wenn sie als extreme Singularvariation beginnt, die größte Aussicht haben, allmählich die Stammform zu verdrängen; unterscheidet sie sich hingegen von der Stammform durch ein negatives Merkmal, durch den Ausfall einer Eigenschaft, so wird sie recessiv sein und gegen die Stammform nicht aufkommen können, falls sie nicht durch besondere Isolationsmittel vor Kreuzung mit dieser bewahrt bleibt. Schon aus diesem Grunde müssen z. B. Albinos in der freien Natur sehr selten sein, abgesehen von ihrer größeren Exponiertheit im Kampf ums Dasein, da Pigmentverlust als Regel recessiv ist. In solchen Fällen bewährt sich dann der Satz, daß die phyletisch älteren Merkmale die größere Vererbungskraft besitzen. Besitzt die neue Rasse von vornherein mehrere Charaktere, von denen einige dominant, andre recessiv sind, so wird sie sich nur in den ersteren zu halten vermögen, während die letzteren verschwinden, ausgenommen den Fall, daß die Zuchtwahl die recessive Eigenschaft begünstigt, wie etwa bei der weißen Farbe der Polartiere. Da der Melanismus fast immer dominant ist, so erklären sich hieraus die wiederholten Angaben, daß bei manchen Säugern (vgl. Shitkow, 1907) und Schmetterlingen die dunkle Abart siegreich vordringt in gewissen Gegenden und die Stammform verdrängt.

Digitized by Google

F. Abweichungen von der Mendelschen Regel. Von der Regel der strengen Dominanz, wie sie bei den echten Mendelomen beobachtet wird, gibt es nun, wie schon oben (S. 362) angedeutet wurde, mancherlei Ausnahmen, ohne daß sich zurzeit angeben ließe, worauf sie beruhen und in welcher Häufigkeit sie in der freien Natur voraussichtlich vorkommen. Sie zeigen sich in mehreren verschiedenen Formen:

a) als Mosaikvererbung: F_1 zeigt die Eigenschaften beider Eltern bezüglich desselben Merkmalspaares nebeneinander. Nach Hink (ibid. S. 165) beim schwarz gescheckten Baldingerschwein (bei Donaueschingen), welches wahrscheinlich durch Kreuzung des vorn schmutzigweißen, hinten rostbraunen bayrischen Landschweins mit dem schwarzen Berkshire entstanden ist. So ferner, wenn nach Davenport gewisse weiße Hühner bei ihrer Kreuzung mit schwarzen Sorten gesperberte querstreifige Nachkommen ergeben, oder wenn nach Bateson die sog. blauen Andalusier aus der Kreuzung von Weiß und Schwarz entstehen, wobei man annehmen kann, daß die blaugraue Farbe durch feinste Nebeneinanderlagerung beider Farbstoffe hervorgerufen wird (vgl. S. 304). Diese Art der Vererbung scheint sehr selten zu sein und züchtet nach den jetzigen Erfahrungen auch häufig nicht rein, obwohl die vielen Fälle von Sperberzeichnung bei wilden Tieren und bei manchen Haustieren (z. B. den Plymouth Rocks-Hühnern) beweisen, daß es möglich sein muß, Konstanz zu erzielen.

b) als Mendelscher Zea-Typus, der oben schon charakterisiert wurde. F_1 ist intermediär und wird voraussichtlich bei Rückkreuzung mit der Stammform sich dieser noch weiter nähern, worüber aber meines Wissens nur vereinzelte Untersuchungen vorliegen. Für die Abstammungslehre kommt dieser Typus wegen seiner Seltenheit kaum in Betracht. Er ist beobachtet worden bei den Farben des Maisendosperms, bei Orchideenkreuzungen, bei der Ährenform von Roggenbastarden, bei der Blütenfarbe von Mirabilis jalappa, bei den Flügelfarben der Kreuzungen des Spanners *Angerona prunaria* × var. *sordida*.

c) als intermediäre Vererbung bei unvollkommener oder fehlender Dominanz. Dieser Fall ist sehr häufig und zeigt sich darin, daß die Charaktere der Eltern in F_1 mehr oder weniger verschmelzen zu einem variablen Mitteltypus, welcher häufig mehr nach der einen Seite ausfällt wie nach der andern, so daß man von unvollkommener Dominanz sprechen kann. Dieses Verhalten scheint sogar häufiger zu sein als strenge Dominanz, wenigstens bei Hühnern, deren Rassenkreuzungen besonders eingehend studiert

Digitized by Google

worden sind. Ich verweise auf den II. Report des Evolution Committee of the Royal Society (London, Harrison and Sons, 1905, p. 131—154), in dem Hurst über seine sehr interessanten Ergebnisse an Hühnern berichtet, wobei zahlreiche Merkmale (einfacher Kamm, Rosenkamm, Erbsenkamm; weißes, schwarzes, gelbes Gefieder; 4- und 5zehiger Fuß; befiederte und glatte Läufe; Kopfhaube und glatter Kopf usw.) auf ihre Vererbung geprüft wurden. Dabei zeigte sich, daß unter 1254 Kreuzungen nur bei 36 % der eine Charakter vollkommen dominant war, während in 61 % der Bastard intermediär ausfiel. Z. B. bei der Kreuzung Cochin (gefiederter Lauf) × Hamburger (glatter Lauf) hatte der Bastard nur halb so lange und halb so viele Federn am Lauf wie der eine Elter. Wird nun dieser Bastard rückgekreuzt mit dem glattläufigen Elter, so kann eine weitere Reduktion eintreten. Z. B. Hamburger-Cochin (halbbefiedert) × Hamburger (nackt) ergab 21 nackte und 35 mehr oder weniger am Lauf befiederte Junge. Von diesen 35 waren 19 halbbefiedert wie die Mutter, 6 waren viertelbefiedert und 10 hatten nur noch Spuren von Federn am oberen Ende des Laufes, also bei $16 + 21 = 37$ Tieren (= 66 %) war ein weiterer Rückschritt zu verzeichnen. — Zu denselben Resultaten ist Davenport (1906, S. 80) bei seinen zahlreichen Hühnerkreuzungen gelangt und drückt dies mit den Worten aus: »Sehr oft, wenn nicht immer, wird der gekreuzte Charakter beeinflußt von dem Gegenmerkmal, mit dem es gekreuzt wurde und dessen Stelle er im Bastard eingenommen hat. Er mag hieraus wieder herausgezogen und neu kombiniert werden, aber man wird ihn verändert finden. Dies bewahrheitet sich, wie wir fanden, für ungefähr jeden Charakter, welcher genügend studiert wurde, für die Form des Kammes und der Nasenlöcher, die Gehirnhernie (der Haubenhühner), die Haube, die Schwanzlänge, die Bartfedern, Hackenfedern, Fußfedern, Fußfarbe, die Ohrlappen und die allgemeine wie spezielle Gefiederfarbe. Überall werden Einheitsmerkmale durch die Kreuzung verändert.« Diese Erfahrungen vertragen sich natürlich nicht mit der »Theorie der reinen Gameten«, welche annimmt, daß die Keimzellen von F_1 zur einen Hälfte nur den Charakter des einen Elters *a*, zur andern nur den des andern *b* besitzen, sondern sie beweisen, daß in allen Keimzellen *a* und *b* vorhanden sein müssen. Sie beweisen aber auch, daß ein verwischender Einfluß der Kreuzung sehr wohl existiert und bestätigen damit eine Ansicht, die in der Tierzucht seit langem vertreten worden ist. Man rechnet hier ganz allgemein damit, daß eine schlechte Eigenschaft durch andauernde Kreuzung mit einer guten Rasse beseitigt oder wenigstens stark

Digitized by Google

abgeschwächt werden kann. Ebenso steht es fest, daß aus den Ehen von Negern mit Europäern Mischlinge von intermediärer Hautfarbe hervorgehen, die bei Vermehrung unter sich konstant bleiben und nicht in schwarze und weiße Nachkommen zerfallen, aber um so heller ausfallen, je häufiger eine Vermischung mit der weißen Rasse stattgefunden hat. Sind bei Tieren die Eltern in der Größe des Körpers oder einzelner Organe (Kaninchenohren) verschieden, so fällt der Bastard häufig intermediär aus.

Zusammenfassend können wir sagen: Bei Kreuzungen nahverwandter Organismen kommen alle Übergänge vor zwischen vollkommener Dominanz und intermediärer Vererbung. Am häufigsten scheint die Dominanz unvollkommen zu sein, d. h. der Bastard zeigt weder die reine unveränderte Eigenschaft des einen oder des andern Elters, noch einen ausgesprochenen Mitteltypus zwischen beiden Eltern, sondern hält etwa die Mitte zwischen beiden Möglichkeiten. Er besitzt die Eigenschaft des einen Elters in etwas modifizierter Form, was als unvollkommene Dominanz bezeichnet wird. Tritt also in der Natur eine Varietät auf mit einer neuen unvollkommen dominanten Eigenschaft, so wird diese bei andauernder Kreuzung mit der recessiven Stammform sich zwar langsam auf immer mehr Individuen ausbreiten, aber dabei gleichzeitig modifiziert und abgeschwächt werden. Ein »verwischender Einfluß der Kreuzung« besteht demnach, äußert sich aber nicht in dem Grade, daß das neue Merkmal durch andauernde Rückkreuzung mit der Stammform ganz verdrängt wird, wie früher allgemein angenommen wurde.

II. Kreuzungen zwischen ferner stehenden Formen (Arten)

haben zwar für die Abstammungslehre eine geringere Bedeutung als die eben besprochenen, weil es feststeht, daß sie in der freien Natur nur ausnahmsweise vorkommen und dann fast immer mit Unfruchtbarkeit verbunden sind; jedoch ist es interessant, daß nach zahlreichen Beobachtungen an Tieren und Pflanzen die Artbastarde intermediäre Eigenschaften besitzen, was natürlich nicht ausschließt, daß sie in einigen Merkmalen mehr nach dem einen Elter schlagen als nach dem andern. Diese intermediäre Vererbung gilt z. B. für die meisten Blüten hinsichtlich der Färbung, für die Haarfarbe von Ursus arctos × maritimus, für die Schnabelform von *Ibis religiosa* × *Platalea minor*, für Größe, Färbung und Schwanzform von *Tetrao urogallus* × *tetrix*, für die Färbung von *Corvus corone* × *cornix*, für Färbung und Schädel von *Lepus timidus* × *europaeus* usw. Zuweilen vererben sich die Merkmale alternativ. So artet das Maul-

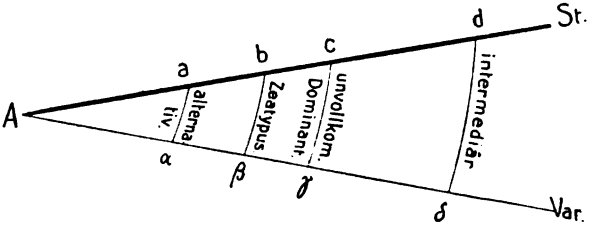
Digitized by Google

tier in Größe und Farbe nach dem Pferd, in den Ohren und dem Schwanz nach dem Esel. Ein im Berliner Zoologischen Garten befindlicher Bastard von Bergzebra ♀ × Shetland Pony ♂ erhielt von der Mutter die Körpergröße und die sehr deutlichen schwarzen Querstreifen, vom Vater den vollständig behaarten Schwanz, die kleinen Ohren, die bräunliche Grundfarbe. Ebendort ist ein interessanter Bastard mit teils intermediärer, teils alternativer Vererbung aus: Indischem Kulang ♂ × Somali-Wildesel ♀. In der allgemeinen Färbung ist das Fohlen intermediär ausgefallen; es ist hellbraun und hält ungefähr die Mitte zwischen dem Hellbraun des Vaters und dem Grau der Mutter. Auf eine mendelnde Vererbung weisen hin der breite Aalstrich, welcher vom Indier, und die deutliche Querstreifung der Beine, welche vom Afrikaner übernommen wurden. Eine neomorphe, in diesem Falle wohl atavistische Vererbung offenbart ein sehr deutlicher Schulterstrich des jungen Tieres, denn dieser ist beim Vater nur schwach angedeutet und fehlt bei der Mutter so gut wie vollständig.

Als allgemeines Resultat unsrer derzeitigen Kenntnisse über die Wirkungen der Kreuzungen ergibt sich der Satz, den ich am Anfang dieses Kapitels schon angedeutet habe: die Eigenschaften nahverwandter Formen neigen zu alternativer, diejenigen entfernter stehender zu intermediärer Vererbung. Diese Gegensätze sind aber nicht scharf, sondern gehen allmählich ineinander über. Sie können daher auch nicht dazu verwandt werden, um Arten und Varietäten voneinander zu unterscheiden, ebensowenig wie dies auf Grund andrer physiologischer Eigenschaften (Fruchtbarkeit, Verhalten gegen Gifte u. dgl.) oder auf morphologischem Wege möglich ist. Sie beweisen aber, daß die Vererbungsgesetze die Erhaltung der neu aufgetretenen Variationen begünstigen, indem diese zuerst nicht verschmelzen, sondern mehr oder weniger unverändert auf die Nachkommen übergehen und, wenn sie dominant sind, von Generation zu Generation häufiger werden; sie beweisen ferner, daß im Laufe der Stammesgeschichte die Vererbungsform der Merkmale sich ändert, indem sie zuerst mendeln und schließlich verschmelzen, wobei der Zeatypus und die unvollkommene Dominanz die Übergänge zwischen den Extremen bilden. Graphisch kann man diese Anschauung mit dem folgenden Schema darstellen, indem *A St* den von der Stammform *A* ausgehenden Hauptast des Stammbaumes, *A Var* einen Seitenzweig repräsentiert. Zwischen den Formen *a* und *α* besteht

Digitized by Google

eine streng alternative Vererbung mit vollkommener Dominanz infolge ihrer nahen Verwandtschaft. Bei weiterem phyletischen Abstand, zwischen *b* und *β*, wird daraus der Zeatypus, indem einige Individuen die Merkmale der Eltern verschmolzen, andre rein zeigen. Auf den



nächsten Stufen fällt die »Spaltung« völlig fort, und die elterlichen Merkmale verschmelzen, wobei aber bei unvollkommener Dominanz der Bastard noch stark nach der einen Seite inkliniert. Die Seltenheit des Zeatypus läßt vermuten, daß dieses Stadium von manchen Merkmalen übersprungen werden kann.

II. Variabilität.

Neben der Erblichkeit ist die Variabilität die zweite, unbedingt notwendige Voraussetzung für eine fortschreitende oder rückschreitende Entwicklung der Organismen, denn wären alle Exemplare einer Species gleich gebaut und gleich leistungsfähig, so könnte wohl ein heftiger Kampf ums Dasein entbrennen, durch den zahlreiche Tiere vernichtet würden, aber er könnte keine Selection im Darwinschen Sinne, keine zu einer Vervollkommnung der Species führende Auslese veranlassen. Ziegler (in: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1895, S. 129) hat daher mit Recht die kurze These aufgestellt: Nulla selectio, nisi variatio [besser variabilitas]. Die Variabilität tritt nun bekanntlich bei den Individuen einer Art in der verschiedensten Form auf (= individuelle Variabilität): sie kann sich physiologisch in der Konstitutionskraft bzw. Leistungsfähigkeit und morphologisch äußern; sie kann im letzteren Falle »bestimmt gerichtet« sein, d. h. hauptsächlich nach einer oder nach wenigen Richtungen neigen, oder »richtungslos«, »unbestimmt«, d. h. von vielseitigem Charakter sein; sie kann »kontinuierlich«, d. h. in geringen Abstufungen bei verschiedenen Individuen oder »diskontinuierlich«[1]) hervortreten; ihr können

[1]) Die Ausdrücke »kontinuierliche und diskontinuierliche Variabilität« werden sehr zum Schaden einer klaren Diskussion häufig noch in einem

Digitized by Google

»äußere« oder »innere« Ursachen zugrunde liegen; sie kann »blastogenen« oder »somatogenen« Ursprunges sein und im letzteren Fall embryonal oder postembryonal erworben werden; sie kann erbliche oder nichterbliche Veränderungen hervorrufen; sie kann substantielle Unterschiede darbieten, d. h. in einer Mannigfaltigkeit von Qualitäten sich zeigen, und graduelle (quantitative); sie kann einen pathologischen Charakter haben und Abnormitäten (Aberrationen) hervorrufen; sie kann endlich nur in Singularvariationen bei vereinzelten Individuen oder in Pluralvariationen bei einer größeren Anzahl (= Varietät, Rasse) von Exemplaren derselben Generation sich äußern. Die Frage ist daher berechtigt: Unterliegt dieses ungeheure Gebiet der individuellen Variationen rücksichtlich des Eingreifens der natürlichen Zuchtwahl irgendwelcher Beschränkung oder nicht? Kommen alle Variationen ohne Unterschied für sie in Betracht oder nur solche von bestimmtem Charakter, also nur ein Teil derselben? Spielen ferner einige Variationen bei der phyletischen Differenzierung eine größere Rolle als andre? In den vorstehenden Kapiteln haben wir uns mit diesen Fragen schon vielfach beschäftigt, worüber der Leser sich an der Hand des Registers (bei Variation) und der Übersichten S. 74 und 315 leicht orientieren kann. So sahen wir z. B. (S. 103), daß streng

andern Sinne gebraucht, nämlich mit Bezug auf die Häufigkeit des Vorkommens (Frequenzzahlen). Bei kontinuierlicher Verbreitung ist der mittlere Grad (Durchschnitt) der Abweichung am häufigsten, und die Zahl der Individuen nimmt nach der positiven und nach der negativen Seite gleichmäßig ab. Eine solche Art der Individuenverteilung läßt sich ausdrücken durch eine eingipfelige Galtonkurve. Bei diskontinuierlicher Verbreitung sind zwei oder mehr Maximalwerte der Häufigkeit vorhanden, und aus ihnen ergibt sich eine zwei- oder mehrgipfelige Kurve der Frequenzzahlen. Die männlichen Ohrwürmer (Fig. 19, S. 81) besitzen, wie BATESON (1894, S. 41) gezeigt hat, eine Kneifzange, deren Länge zwischen 2,5—9 mm schwankt. Es lassen sich alle Übergänge zwischen beiden Extremen auffinden, die Variabilität ist also in morphologischer Hinsicht kontinuierlich. Hinsichtlich der Häufigkeit ist sie aber diskontinuierlich, denn Tiere mit einer Zange von 3,5 mm oder einer solchen von 7 mm sind weitaus am zahlreichsten vertreten. Bei der viel umstrittenen Frage, ob die Artbildung kontinuierlich oder diskontinuierlich verläuft, handelt es sich nicht um die Häufigkeit oder Seltenheit, denn diese kann von Ort zu Ort je nach Gunst der Verhältnisse wechseln, sondern es gilt zu entscheiden, ob die Natur stets mit einer fortlaufenden Kette von morphologischen Übergängen arbeitet oder ob jede neue Abweichung sprungartig auftritt. BATESON und andre Forscher sind sehr im Irrtum, wenn sie aus diskontinuierlicher Frequenz auf diskontinuierliche Evolution schließen. Beide Erscheinungen haben an sich nichts miteinander zu tun. Die Artbildung beginnt zweifellos in den meisten Fällen mit einer kontinuierlichen Kette ähnlicher Variationen, von denen dann eine oder einige immer häufiger auftreten und damit zu den neuen Arten werden.

Digitized by Google

genommen alle Variationen diskontinuierlich auftreten und der Eindruck der Kontinuität nur dadurch hervorgerufen wird, daß gleichzeitig mehrere derselben so geringe Unterschiede erkennen lassen, daß sie zu einer Reihe zusammengestellt werden können; wir lernten (S. 119) die geringe phyletische Rolle der Sprungvariationen und die Vieldeutigkeit des Begriffes Mutation (S. 311) kennen; wir stellten fest, daß für den Kampf ums Dasein nur solche Variationen in Betracht kommen, welche selectionswertig (S. 78 ff.) sind und erörterten diesen Begriff ausführlich. Dagegen scheint es mir wünschenswert, noch auf zwei Punkte näher einzugehen, nämlich auf die allgemeinen Ursachen der phyletischen Variabilität und der bestimmt gerichteten Evolution und auf das Verhältnis der Singular- zu den Pluralvariationen.

A. Die allgemeinen Ursachen (Autogenese, Ectogenese) der phyletischen und speziell der bestimmt gerichteten Evolution (Orthevolution).

Sehr viele Antidarwinisten, von Wigand (1874, S. 53) bis auf Wolff (1898, S. 32), stellen immer wieder die unrichtige Behauptung auf, der Darwinismus vertrüge sich nur mit unbestimmter, universeller Variabilität. Gewiß ist die Bedeutung der Selection größer, d. h. die Zahl der eliminierten Individuen beträchtlicher, wenn die Variationen nach allen möglichen Seiten von einem normalen Mittelwerte auseinander gehen, also wenn z. B. die Haare einer Säugetierart in Länge, Farbe, Dichtigkeit der Anordnung, innerer Struktur, Ausbildung an speziellen Organen und der Art des Wechsels variieren. Schlägt aber die Variabilität vornehmlich einige wenige Richtungen ein, so braucht die Zuchtwahl deshalb nicht lahm gelegt zu sein, denn eine solche Richtung kann im Kampf ums Dasein günstiger gestellt sein als die andre.

Ob die Variabilität in erster Linie vielseitig (richtungslos, zufällig, unbestimmt) ist oder mit Vorliebe durch Generationen hindurch orthogenetisch einige wenige Bahnen festhält, ist eine viel umstrittene, zurzeit auch wohl noch nicht völlig spruchreife Frage. Ich persönlich neige zu der Ansicht, daß beides in der Natur vielfach nebeneinander vorkommt und bei der einen Art diese, bei der andern ene Form vorherrscht. Sogar innerhalb derselben Species kann das eine Organ ruhelos um einen Mittelwert hin und her schwanken, während das andre eine ausgesprochene Variationstendenz verrät. So zeigt bei den Pulmonaten das Genitalsystem eine weit höhere

Digitized by Google

Variabilität, als irgendwelche andern inneren Organe, und allgemein pflegen äußere Organe variabler zu sein als innere, sehr wahrscheinlich weil sie den Einflüssen der Außenwelt zugänglicher sind. Es ist auch nicht einzusehen, warum nicht ein Organ durch äußere Faktoren orthogenetisch in eine bestimmte Veränderungsbahn gedrängt werden und gleichzeitig infolge der sexuellen Fortpflanzung in zahlreichen Details nach allen möglichen Seiten geringfügige Variationen darbieten kann. Die vergleichende Anatomie scheint z. B. zu beweisen, daß bei den Pulmonaten die Genitalorgane neben jener eben erwähnten universellen Variabilität eine bestimmte Abänderungstendenz verfolgen, indem der Genitalgang ursprünglich einheitlich war, dann sich proximodistalwärts mehr oder weniger weit in zwei Gänge spaltete und endlich auf der höchsten Stufe (Vaginuliden) sogar dreiteilig wurde. Bestimmt gerichtete und richtungslose, orthogenetische und universelle Variabilität sind daher keine sich ausschließenden Gegensätze, sondern können nebeneinander vorkommen, eine Ansicht, die auch von Lloyd Morgan (Natural Science, I, 1892, p. 100, 101) und Tayler (1899) vertreten wird. Auf beiden Wegen können neue Species entstehen, wobei bei unbestimmter Variabilität Selection die Hauptrolle spielt und das richtende Prinzip darstellt, während bei Orthogenese der Anstoß von äußeren Faktoren gegeben wird und Selection in vielen Fällen cooperierend eingreift. Richtungslose Variabilität muß z. B. bei Mimikry von leblosen oder belebten Gegenständen geherrscht haben, denn, wie Weismann sehr richtig bemerkt, anzunehmen, daß auf ein Insekt innere oder äußere Kräfte so einwirken, daß dasselbe im Laufe der Generationen immer mehr Ähnlichkeit mit einem toten Zweige oder Blatt annimmt, hieße eine mystische »prästabilierte Harmonie« voraussetzen (vgl. S. 140 ff.). Auch viele Convergenzerscheinungen lassen sich nur so verstehen, da Tiere aus ganz verschiedenen Klassen, also mit sehr verschiedenartiger Konstitution, unmöglich durch dieselben äußeren Faktoren zu genau denselben Anpassungen gezwungen werden konnten.

Der oben gebrauchte Ausdruck Orthevolution für eine bestimmte geradlinige phyletische Differenzierung ist nicht unbedingt nötig und nur der größeren Deutlichkeit wegen eingeführt worden. Streng genommen erscheint nämlich jede stammesgeschichtliche Entwicklung geradlinig, wenn sie ein bestimmtes Ziel erreicht hat, z. B. die allmähliche Entstehung des Elefantenrüssels, des Hirschgeweihes,

Digitized by Google

des Pferdefußes oder eines Mimikryfalles, und dieser Eindruck bleibt bestehen, selbst wenn mehrere Hauptrichtungen und verschiedene Seitenäste vorliegen, oder wenn die Evolution nicht andauernd progressiv, sondern in einzelnen Gliedern auch regressiv verlaufen ist. Jede Evolution ist also eine Orthevolution und hält während einer bestimmten Periode eine bestimmte Entwicklungsbahn inne, falls die Art als Ganzes betrachtet wird. Eimers Ausdruck »Orthogenesis« ist insofern unglücklich gewählt, weil er die irrtümliche Vorstellung erwecken kann, als ob jede andre Evolution nicht geradlinig sei, sondern sich zickzackförmig, bald vorwärts, bald rückwärts bewege. Eine solche Zickzackevolution ist überhaupt undenkbar und meines Wissens auch nie verfochten worden. Einzelne Individuen einer Art können nach verschiedenen Richtungen progressiv oder regressiv auseinander gehen, die Hauptmasse muß jedoch in einer Richtung fortschreiten, damit ein wesentlicher Fortschritt erzielt werden kann.

Alle Evolutionsprozesse lassen sich auf eine einfache oder auf eine komplizierte Art morphologischer Veränderung zurückführen. Die niedere Stufe besteht in der Zunahme oder Abnahme der Strukturen desselben Merkmales, z. B. Zunahme des Pigments, der Zacken beim Hirschgeweih, der Schmelzfalten der Zähne, der Körpergröße oder Abnahme des Pigments, der Behaarung usw. Die höhere Stufe kommt zustande, indem gleichzeitig oder nacheinander dasselbe Organ oder derselbe Körperabschnitt in mehreren Merkmalen sich verändert und dadurch langsam progressiv oder regressiv sich entwickelt, z. B. wenn ein Auge bald an der Retina, bald an der Linse, bald an den Augenmuskeln sich vervollkommnet. Die Abstammungslehre beweist, daß trotz vieler Rückbildungen im einzelnen die Organismen sich im Laufe der Erdgeschichte vervollkommnet und an Reichtum der Strukturen und an Mannigfaltigkeit der Leistungen beständig zugenommen haben. Die organische Evolution wird also beherrscht von einem Progressionsgesetz, und es ist Aufgabe der Biologie, die Ursachen dieses in der Hauptsache geradlinigen, wenn auch in Hunderttausende von selbständigen Bahnen gespaltenen Ansteigens nachzuweisen. Es ergeben sich hier folgende theoretische Gegensätze in der Auffassung.

Die Progression wird bedingt entweder durch

I. **Autogenese,** d. h. durch eine Entwicklung, unabhängig von den äußeren oder inneren Faktoren auf Grund eines übernatürlichen oder wenigstens nicht analysierbaren vitalistischen Prinzips;

Digitized by Google

oder durch

II. Ectogenese, d. h. in absoluter Abhängigkeit von den Faktoren der Außenwelt und den konstitutionellen, inneren Faktoren des Organismus. Dann ist zu unterscheiden zwischen

1. Orthogenese = Evolution im Sinne Lamarcks, indem die äußeren Faktoren alle oder fast alle Individuen derselben Art in gleicher Weise verändern, so daß für die Selection nichts Wesentliches zu tun übrig bleibt.
2. Orthoselection = Evolution im Sinne der Selectionstheorie, indem die äußeren Faktoren auf die Artgenossen sehr ungleich einwirken, so daß die Zuchtwahl die Richtung der Evolution bestimmt.

Bei der Autogenese ist der Organismus selbst der treibende Faktor in der Evolution. In ihm sollen Kräfte schlummern, die uns zurzeit noch nicht verständlich sind und daher entweder als Ausfluß eines übernatürlichen göttlichen oder wenigstens von den chemisch-physikalischen Kräften prinzipiell verschiedenen vitalistischen Prinzips angesehen werden müssen. Derartige Anschauungen sind von den verschiedensten Biologen geäußert worden, wenngleich nicht immer mit gleicher Präzision. Hierher gehören alle Theorien, welche von »inneren Bildungsgesetzen« ausgehen, wie z B. Nägelis »Vervollkommnungsprinzip«, welches auch von Askenasy (1872, S 45) acceptiert wird. Nägeli ging so weit, zu behaupten, die Tier- und Pflanzenwelt würde sich im wesentlichen auf der Erde ebenso entwickelt haben, auch wenn kein Kampf ums Dasein existierte und die klimatischen und geologischen Umwälzungen sich in ganz andrer Weise vollzogen hätten. Neuerdings ist Spuler (1898, S. 756) für »innere Direktiven« eingetreten, welche die gleichsinnigen Variationen an den Vorder- und Hinterflügeln mancher Schmetterlinge veranlassen sollen. Nach einer Notiz von M. Semper (1899, S. 288) glaubt auch Waagen (Saltrange fossils. 1, p. 337 ff., in: Palaeontol. Indica ser. 13) auf ein »inneres Gesetz« schließen zu müssen, weil bei *Streptorhynchus*-ähnlichen Brachiopoden unter ganz verschiedenartigen Existenzbedingungen die ursprünglich glatte Schale Falten erhält. Korschinsky (1899, S. 276) meint, die Veränderungsfähigkeit der Organismen sei »ihre fundamentale innere, von äußeren Bedingungen unabhängige Eigenschaft«. »Um die Entstehung höherer Formen aus niederen zu erklären, ist es notwendig, in den Organismen eine besondere Tendenz zum Fortschritt anzunehmen«. Auch Jäkel (1902 S. 9) möchte an dem Nägelischen Vervollkommnungstriebe festhalten,

Digitized by Google

jedoch äußere und innere Einwirkungen dabei in Rechnung ziehen. Ich halte alle derartigen Anschauungen für unwissenschaftlich, weil sie auf einem mystischen, nach den Gesetzen der Naturwissenschaften nicht vorstellbaren Prinzip beruhen und daher überhaupt nicht weiter diskutierbar sind, und verweise auf die später folgenden Ausführungen gegen den Vitalismus (Kap. V). Gulick schließt aus der Tatsache, daß verschiedene Species von Achatinellen unter scheinbar ganz gleichen äußeren Verhältnissen auf derselben Insel angetroffen werden, daß Isolation per se imstande ist, neue Arten zu erzeugen, was nur möglich wäre, wenn in ihnen ein von der Außenwelt unabhängiges Entwicklungsprinzip herrschte. Ich würde aus den Beobachtungen eher schließen, daß die benachbarten Täler in Klima, Boden und Vegetation doch sich nicht völlig gleichen, oder daß die Arten eine verschiedene Lebensweise angenommen haben und durch »biologische Isolation« (siehe Register) umgestaltet worden sind. Wie leicht zu verstehen ist, finden wir autogenetische Entwicklungstheorien namentlich bei solchen Biologen, welche die orthodox-christliche Weltanschauung zu retten versuchen. So betont, um nur ein Beispiel zu nennen, der Jesuit Wasmann an vielen Stellen seiner Schriften, daß »innere Entwicklungsgesetze« die Organismen beherrschen. (Vergleiche die von mir [Plate, 1907] herausgegebene Schrift gegen Wasmann.)

Bei der Ectogenese wird jede phyletische Veränderung direkt oder indirekt hervorgerufen durch die Reize der Außenwelt. Die äußeren Faktoren mit ihrem beständigen Wechsel von Energien sind das Primäre und lösen die sekundären Reizantworten der Organismen aus, welche je nach der Konstitution der Art verschieden ausfallen können. Die inneren konstitutionellen Faktoren sind insofern von größter Wichtigkeit, als sie die Qualität und Quantität der Veränderung bestimmen; daß aber eine solche überhaupt stattfindet, daß der Stein gleichsam ins Rollen kommt, wird bewirkt durch die äußeren Faktoren. Alle Organismen besitzen zwei Eigenschaften, welche es ermöglichen, daß die äußeren Faktoren ein beständiges Ansteigen der Organisation zu bewirken vermögen. Sie besitzen erstens die Fähigkeit der Vererbung, d. h. die einmal an dem Keimplasma bewirkten Veränderungen werden von diesem festgehalten und bleiben bestehen, nachdem der äußere Anlaß derselben erloschen ist, und zweitens kommt ihnen die Gabe zu, auf andauernd oder wiederholt wirkende Reize mit einer allmählichen Steigerung der Reizwirkung zu antworten. Diese »akkumulierende« Wirkung der äußeren Faktoren ist schon von Lamarck anerkannt und gewürdigt worden. Haeckel

Digitized by Google

bezeichnet sie als »Gesetz der gehäuften Anpassung« (1866, S. 208), welches besagt: »Alle Organismen erleiden bedeutende und bleibende (chemische, morphologische und physiologische) Abänderungen, wenn eine an sich unbedeutende Veränderung in den Existenzbedingungen lange Zeit hindurch oder zu vielen Malen wiederholt auf sie einwirkt.« Es gehören hierhin erstens die unmittelbaren Folgen der äußeren Faktoren (Klima, Bodenbeschaffenheit, Art der Nahrung usw.) und zweitens die mittelbaren, indem die Existenzverhältnisse gewisse Organe zu andauerndem Gebrauch bzw. Nichtgebrauch zwingen. Darwin widmet im 22. Kapitel des »Variierens« einen besonderen Abschnitt der »akkumulativen Wirkung veränderter Lebensbedingungen«. Wildformen von Tieren und Pflanzen, welche domestiziert werden, bleiben z. B. häufig in den ersten Generationen unverändert und beginnen dann erst lebhaft zu variieren. Er faßt die Ergebnisse in die Worte zusammen (II. S. 309): »es sind gute Beweise dafür vorhanden, daß die Wirkung veränderter Bedingungen sich häuft, so daß zwei, drei und mehr Generationen neuen Bedingungen ausgesetzt werden müssen, ehe irgend eine Wirkung sichtbar ist.« Hat die Veränderung aber erst einmal begonnen, so setzt sie sich häufig nach Darwin durch Generationen hindurch in derselben Weise fort. »Die Möglichkeit einer beständigen Divergenz beruht auf der jedem Teile oder Organ eignen Neigung, fortdauernd in derselben Weise zu variieren, in welcher es bereits variiert hat; und daß dies eintritt, wird durch die stetige und allmähliche Veredelung vieler Tiere und Pflanzen während langer Perioden bewiesen.« In diesen Worten ist das Prinzip einer bestimmt gerichteten Variabilität angedeutet, für welche sich der von Haacke (1893, S. 31) zuerst gebrauchte Ausdruck »Orthogenesis« in den letzten Jahren eingebürgert hat, nachdem Eimer in umfassender, vielfach sogar übertriebener Weise hierfür eingetreten war. Der Grundgedanke war, wie wir gesehen haben, alt, und nur die Bezeichnung neu, fand aber gerade deshalb regen Beifall, weil man irrtümlicherweise hinter dem neuen Wort eine neue Erkenntnis vermutete.

Die Gegensätze zwischen Ectogenese und Autogenese laufen im wesentlichen darauf hinaus, ob die Evolution mechanisch, d. h. aus den Gesetzen der Chemie und Physik, erklärbar ist, oder ob hierzu ein supraphysisches Prinzip angenommen werden muß. Sie sind aus der folgenden Gegenüberstellung in ihren Hauptmomenten ersichtlich.

Digitized by Google

I. Autogenese	II. Ectogenese
1. Die Evolution wird beherrscht von unbekannten inneren Gesetzen und ist unabhängig von der Außenwelt. In jeder Art wirkt eine besondere »Entwicklungs- oder Vervollkommnungstendenz«, eine innere »Zielstrebigkeit«.	Der Anstoß zur phyletischen Weiterbildung erfolgt durch die Reize der Außenwelt. Verschiedene Arten bzw. Individuen können auf dieselben Reize verschieden reagieren, weil sie eine verschiedene »Konstitution« infolge der differenten phyletischen Vergangenheit ihrer Vorfahren ererbt haben. Die Reize der äußeren Faktoren sind entweder direkte (Klima, Nahrung, Boden u. dgl.) oder indirekte, indem sie die Organe zu stärkerem oder schwächerem Gebrauch anregen.
2. Die Entwicklungsrichtung ist eine immanente, unabänderliche, die gleichsam einem idealen Ziele zustrebt und sich diesem langsam nähert. Rückbildungen sind nicht ausgeschlossen, indem das Ziel dann gleichsam auf einem Umwege erreicht wird.	Die Entwicklungsrichtung ist nicht fest bestimmt, sondern hängt ganz ab von dem Wechsel der äußeren Faktoren. Die ectogene Evolution kann plötzlich still stehen oder eine entgegengesetzte Richtung einschlagen oder sich in mehrere Bahnen spalten.
3. Die Anpassungen lassen sich nur verstehen unter der Annahme eines über den chemisch-physikalischen Gesetzen stehenden, zurzeit nicht näher analysierbaren höheren Prinzips (Entelechie, Vitalprinzip, Lebenskraft).	Zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit sind nur die nachweisbaren, chemisch-physikalischen und eventuell auch die psychischen Energien heranzuziehen, alle supraphysischen Vorstellungen sind abzulehnen.

Bei Besprechung der vitalistischen Erklärung der Anpassungen (siehe Kap. V) werde ich weiter auf diese Gegensätze eingehen. Aber schon jetzt kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Autogenese zu Folgerungen führt, welche mit dem Geiste der Naturwissenschaften in denkbar schärfstem Widerspruche stehen. Ebensowenig wie man dem Blitz die »Tendenz« oder den »Trieb« zuschreiben kann, in hohe Gegenstände zu fahren, ebensowenig kann man die allmähliche Zunahme der Komplikation und die Anpassungen durch »Bildungstendenzen« oder »Vervollkommnungstriebe« erklären, denn dadurch wird das unbekannte x nur verwandelt in ein noch unbekannteres und überhaupt naturwissenschaftlich nicht analysierbares y. Die Autogenese wird auch dadurch nicht annehmbarer, daß man ihr ein ectogenetisches Mäntelchen umhängt, wie Jäkel (1902, S. 9) tut, wenn er an dem Nägelischen Vervollkommnungstrieb festhalten, aber gleichzeitig mit äußeren und inneren Einwirkungen rechnen will, denn wenn jener vorhanden ist,

Digitized by Google

so sind die äußeren Faktoren überflüssig oder mindestens nebensächlich.

Bei manchen Forschern ist es zweifelhaft, ob man sie zu den Auto- oder zu den Ectogenetikern rechnen soll, weil nicht klar zu ersehen ist, welche Rolle nach ihrer Meinung die inneren Faktoren bei der Evolution der Organismen spielen. Innere konstitutionelle Ursachen werden von beiden Heerlagern angenommen, denn es ist klar, daß schon im Ei die specifische Struktur des Keimplasmas darüber entscheidet, ob die Reizantwort so oder so ausfällt. Ein Lichtstrahl wirkt auf eine Pflanzenzelle ganz anders wie auf ein Infusor oder auf ein Froschei. Es steht auch fest, daß die Mannigfaltigkeit der äußeren Faktoren gering ist gegenüber der erstaunlichen Verschiedenartigkeit, mit der die Organismen auf sie reagieren, und daß daher die Konstitution, die im Organismus herrschenden »inneren Bedingungen« (Klebs), in erster Linie die Qualität der Veränderung und damit die Evolutionsrichtung bestimmen. Der springende Punkt ist darin zu suchen, daß bei der Autogenese die inneren Faktoren selbständig und unabhängig von der Außenwelt wirken, bei der Ectogenese aber völlig von dieser bedingt werden. Für den Ectogenetiker ist die Konstitution des Keimplasmas ausschließlich das historische Produkt der Kette von Reizen, welche auf die Vorfahren der Art eingewirkt haben; für den Autogenetiker ist sie die Resultante aus den Einflüssen der Außenwelt und des Vitalprinzips, wobei letzteres in erster Linie entscheidet. Für den Ectogenetiker ist die Evolution eindeutig bestimmt durch die in jedem Moment herrschende energetische Situation, für den Autogenetiker hängt sie nicht nur hiervon, sondern vornehmlich von jener höheren Macht des »inneren Entwicklungsgesetzes« ab. Daher ist z. B. Kölliker als ein Vertreter der Autogenese anzusehen, denn er schreibt (1872, S. 26): »Die Theorie der heterogenen Zeugung (Generatio heterogenea) oder, wie ich sie jetzt nennen will, die Entwicklung aus inneren Ursachen geht davon aus, daß der Entwicklung der gesamten Welt der Organismen, wie der Natur überhaupt, Gesetze zugrunde liegen, welche dieselbe in ganz bestimmter Weise zu immer höherer Entwicklung treiben. . . . Nenne man dieses schaffende Prinzip, diese schöpferische Tätigkeit, wie man will, so ist doch sicher, daß dieselbe an beiden Orten mit Notwendigkeit, d. h. in regelrechter Folge von Ursache und Wirkung tätig ist, und ergibt sich somit nicht die geringste Nötigung, bei der Entwicklung der Organismen irgendwelchen äußeren Einwirkungen, heiße man sie Zufall oder sonstwie, eine wesentliche Rolle zuzuschreiben.« Einige Seiten weiter (S. 43) wird zugegeben, daß die »äußeren

Digitized by Google

Momente« modifizierend auf den Entwicklungsgang eingewirkt haben »und wäre keine Descendenzhypothese vollkommen, welche nicht auch diese Verhältnisse ins Auge faßte«. In ähnlicher Weise hat auch Nägeli zugestanden, daß neben dem Vervollkommnungstrieb die äußeren Einflüsse sich geltend machen und zu nichterblichen »Standortsmodifikationen« führen, aber jener Trieb beherrscht die Evolution. Dieselbe Auffassung kehrt bei Hamann (1892) wieder. Ebenso vertritt Jensen (1907, S. 52, 98) die Ansicht, daß »die zweifellos existierende, als Vorbedingung einer phyletischen Entwicklung der Organismen unerläßliche fortschreitende Variabilität offenbar nur zu einem geringen Teil auf äußeren Ursachen beruht, sondern ... vorwiegend innere, in den Organismen selbst gelegene Gründe hat«, und er fügt (S. 208) hinzu, diese fortschreitende Variabilität würde die Urorganismen auch bei ganz konstanten äußeren Verhältnissen immer komplizierter gemacht haben. Diese Sätze erinnern sehr an Nägeli und passen wenig zu den monistischen Anschauungen, die der Verfasser sonst in seinem Buche mit Geschick vertritt. Endlich sei hier an die Vettern Sarasin (1899) erinnert, welche ebenfalls, wenn ich sie recht verstehe, für Autogenese eintreten. In ihrem schönen Werke über die Landmollusken von Celebes haben sie der Orthogenese das Wort geredet, weil sie fanden, daß in der Richtung von Ost nach West oder von Süd nach Nord sich gewisse Arten allmählich veränderten und sich zu »Formenketten« aneinander reihen lassen. Die Ursachen dieser Artumwandlungen sollen in erster Linie »endogene«, »konstitutionelle« sein, in viel geringerem Maße »ectogene«, bei welchen der Anstoß von den äußeren Faktoren ausgeht. Zu dieser Auffassung liegt, wie ich in meiner *Cerion*-Arbeit (1907, S. 473) gezeigt habe, kein zwingender Grund vor, denn wenn die Cerions (Fig. 23) der Bahama-Inseln sich gesetzmäßig von West nach Ost infolge klimatischer Einflüsse verändert haben, so dürften auf Celebes die Verhältnisse ähnlich, wenngleich wahrscheinlich komplizierter, liegen. Die Celebes-Schnecken werden in der Hauptsache allmählich größer, d. h. sie gerieten in günstigere Existenzbedingungen, und Hand in Hand hiermit veränderten sich einige Schalenmerkmale[1]).

[1]) Von andern Forschern, welche in mehr oder weniger bestimmter Form sich für Autogenese ausgesprochen haben, seien hier noch Kennel (1896) und Goette (1902) erwähnt. Kennel hat neuerdings (1901, S. 233) seine Ansichten wesentlich gemildert; die »Entwicklungstendenz« soll beruhen auf erblich gewordenen Korrelationsstörungen, auf vererbten »Disharmonien« im Gleichgewicht der Organe, wodurch gewisse Teile nach einer Richtung abgeändert werden. Dann fällt sie natürlich wie alle Korrelationen und »konstitutionellen Anlagen«

Digitized by Google

Begriff und Umfang der Orthogenese.

Der Ausdruck »Orthogenese« wird in drei verschiedenen Bedeutungen gebraucht. Zunächst ganz allgemein, um die Tatsache einer bestimmt gerichteten Evolution, also des periodischen Beharrens auf einem einmal eingeschlagenen Entwicklungswege auszudrücken, ohne über die Ursachen dieser Erscheinung damit etwas auszusagen. In diesem Sinne ist der Begriff einwandfrei, aber er ist auch mindestens überflüssig, da jede Evolution einer Art, wie oben schon gesagt wurde, sich aus lauter geradlinigen Entwicklungswegen zusammensetzt. Eine Zickzackevolution ist undenkbar, da sie nie zu einer Fortbildung oder Rückbildung einer Art führen könnte. Häufig wird dann mit der Orthogenese der Gedanke verbunden, daß die Evolution von einer bestimmten Art aus und in einem Zeitpunkte nur einige wenige Entwicklungswege einschlagen und nicht in eine beliebig große Zahl der verschiedenartigsten Differenzierungsbahnen sich spalten könne, was im Grunde genommen selbstverständlich ist.

Zweitens fassen manche Autoren den Begriff der Orthogenese im autogenetischen Sinne, denn wenn ein »Vervollkommnungsprinzip« existiert, so ist anzunehmen, daß es ganz bestimmte Entwicklungswege festhält. Der Begriff ist also auch in dieser Bedeutung eigentlich überflüssig. Drittens wird der Ausdruck im Sinne einer **Ectogenese ohne Mitwirkung der Selection** gebraucht, und nur so ist er meines Erachtens berechtigt, weil er erstens von Eimer (1897), dem gründlichsten und energischsten Vertreter dieser Anschauung, stets im ausgesprochenen Gegensatz zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl verwandt wurde und weil zweitens die Erkenntnis von Wichtigkeit ist, daß auch ohne das richtende Prinzip der Selection ein Beharren auf demselben Entwicklungswege in vielen Fällen angenommen werden muß. Orthogenese ist demnach zu definieren als eine durch äußere Faktoren veranlaßte bestimmt gerichtete Stammesentwicklung ohne Mitwirkung der Selection.

Bei Eimer vermissen wir eine scharfe Definition des Begriffes der Orthogenesis, und doch kann es nicht zweifelhaft sein, daß er sie nicht im Sinne einer immanenten Entwicklungstendenz auffaßte, sondern nur als Ectogenese. Ich bin im Gespräch mit Fachgenossen mehrfach der Ansicht begegnet, daß Eimers Orthogenesis im Grunde

ins Bereich der Ectogenese; Goette (1902, S. 22) erklärt die Entstehung neuer Arten ausschließlich durch die »im Organismus selbst begründete und von ihm bestimmt gerichtete Variation«.

Digitized by Google

genommen doch auf »innere Bildungsgesetze« hinauslaufe und eine Änderung der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung ausschließe. Man sei also dann zu der Annahme gezwungen, daß eine Species sich nicht gleichzeitig in mehrere neue Formen umwandeln könne, sondern immer nur nach einer Richtung vorwärts, auch nicht einmal rückwärts, sich weiter entwickle. Beides ist nicht richtig. Eimer hat derartige Anschauungen nie geäußert, und ich kann mir diesen Irrtum nur daraus erklären, daß der anfangs von ihm gebrauchte Ausdruck »organisches Wachsen, Organophysis« etwas unklar ist und anzudeuten scheint, daß die treibenden Faktoren im Organismus selbst liegen. Schon die ersten zwei Seiten seiner »Orthogenesis der Schmetterlinge« zeigen auf das deutlichste, daß Eimer nicht einer Autogenese das Wort redet. »Nach meinen Untersuchungen ist das von beständigen äußeren Einflüssen, Klima und Nahrung, auf das Plasma bedingte organische Wachsen (Organophysis), dessen Ausdruck wiederum die bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) ist, die hauptsächlichste Ursache der Transmutation . . . Abgesehen davon, daß die Nägelische Annahme bestimmt gerichteter Entwicklung eine hypothetische, nicht durch Tatsachen bewiesene war, würde der Zoolog, welcher so viel mit Rückbildungen zu tun hat, kaum auf den Gedanken einer dem Organismus innewohnenden, sie nach bestimmten Richtungen umbildenden Neigung zur Vervollkommnung kommen können. Dieser Trieb zur Vervollkommnung auf Grund der Voraussetzung besonderer »innerer Bildungsgesetze« widerspricht aber auch der Annahme äußerer Einflüsse als umgestaltender Ursachen . . . Dagegen sind nach meiner Auffassung eben diese äußeren Einflüsse und von ihnen abhängige physiologische Vorgänge die maßgebenden Faktoren in gleicher Weise für das phyletische Wachsen wie für das individuelle.« Diese Sätze sind so klar, daß sie eine verschiedene Deutung überhaupt nicht zulassen. Mit Eimer stimme ich nur in zwei Punkten nicht überein. Der erste ist mehr nebensächlicher Natur. Eimer rechnet die Wirkungen des Gebrauchs bzw. Nichtgebrauchs nicht mit zu den Folgen äußerer Faktoren, sondern schließt sich Darwin (Var. II, S. 311) an, welcher betont, daß die Wirkungen der Gewohnheit viel weniger von der Natur der äußeren Bedingungen abhängen als von »den Wachstumsgesetzen«; und doch hat Haeckel (1866, S. 209) sicherlich recht, wenn er sagt, daß keine scharfe Grenze zu ziehen ist zwischen den unmittelbaren Folgen der äußeren Existenzverhältnisse und den mittelbaren, welche durch Gebrauch und Übung erzielt werden. Zweitens pflichte ich

Digitized by Google

Eimer darin nicht bei, daß gegenüber den Einflüssen der äußeren Faktoren die natürliche Selection bei der Umgestaltung der Lebewesen von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Die tägliche Erfahrung im Menschenleben und an den Haustieren lehrt, daß Klima, Nahrung und Übung die Individuen sehr verschiedenartig beeinflussen, und daß dadurch Differenzen geschaffen werden, die im Kampf ums Dasein zur Geltung kommen müssen. Henslow verteidigt in seinen zahlreichen Schriften mit großer Energie den Satz, daß veränderte Existenzbedingungen auf alle Individuen einer Art in gleicher Weise einwirken, und schließt daraus: also spielt Selection keine Rolle. Wenn z. B. die Samen des in und am Wasser lebenden Ranunculus heterophyllus in einem Garten ausgesät werden, so sollen sich alle Pflanzen in gleicher Weise umwandeln und nur ganz unbedeutende Differenzen erkennen lassen. Diese Ansicht halte ich nicht für richtig. Gewiß werden die meisten Pflanzen in vielen Punkten gleichartig abändern, aber graduelle Unterschiede werden bleiben. Manche Exemplare werden infolge des Wechsels geschwächt werden und wenige oder keine Samen produzieren, andre sich leicht akklimatisieren usf. Bestimmt gerichtete Variation und Selection schließen sich nicht aus, sondern können zusammen wirken, denn für die natürliche Zuchtwahl ist es gleichgültig, ob eine bestimmte Abänderung in derselben Richtung wie eine frühere auftritt, diese gleichsam fortsetzt, oder nicht. Sie fragt nur nach dem Nutzen einer Einrichtung, und dieser muß ungleich ausfallen, solange individuelle Differenzen vorliegen. Orthogenese erleichtert sogar in vielen Fällen das Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl, wie ich früher (S. 76) geschildert habe, indem sie die ersten Stadien von Bildungen allmählich auf eine solche Höhe hob, daß sie Selectionswert erreichten. Hutton (1899, p. 7) sagt in dieser Hinsicht ganz mit Recht »a definite variation may be injurious, or it may be indifferent, or it may be useful to its possessor. The first will be checked, the second will be left alone, and the third will be still further developed by natural selection.« Auch Kersten (1901, S. 331) hebt hervor, daß bestimmt gerichtete Variabilität und Selection cooperieren können. Wenn die Selection bei der Orthogenese in den Hintergrund tritt, so müssen die individuellen Unterschiede sehr gering sein und jedenfalls nicht die Stufe der Selectionswertigkeit erreichen. Daraus ergibt sich eine andre Definition dieses Begriffes: Orthogenesis ist eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Evolution einer Art, bei der alle Individuen sich im wesentlichen gleich verändern. Der Begriff

Digitized by Google

umfaßt dieselben Erscheinungen, welche Darwin als »bestimmte Variabilität« (siehe S. 5) oder an andern Stellen, z. B. Var. II, Kap. 23 als »direkte und bestimmte Einwirkung der äußeren Lebensbedingungen« bezeichnete. Der erste Satz (S. 310) desselben lautet: »Unter dem in diesem Kapitel gebrauchten Ausdruck ‚bestimmte Einwirkung' meine ich eine Einwirkung solcher Art, daß, wenn viele Individuen derselben Varietät während mehrerer Generationen irgend einer Veränderung in ihren physikalischen Lebensbedingungen ausgesetzt werden, alle oder fast alle Individuen in derselben Weise modifiziert werden. Es würde hierdurch eine neue Subvarietät ohne die Hilfe der Zuchtwahl erzeugt werden.« Darwin erbringt in diesem Kapitel viele Beispiele der verschiedensten Art, welche er auf direkte Wirkung der äußeren Faktoren zurückführt. Erinnert man sich ferner der oben (S. 379) zitierten Sätze von Darwin über »die akkumulative Wirkung veränderter Lebensbedingungen«, so ersieht man daraus, daß Orthogenesis nur ein neues Wort für eine alte Sache ist.

Orthogenese ist unabhängig von dem Problem der Vererbung somatischer Merkmale. Darwin und Eimer waren in dieser Hinsicht Anhänger Lamarcks und nahmen — wie wir im vorigen Abschnitt ausführlich gezeigt haben — mit Recht an, daß die auf das Soma durch Generationen hindurch ausgeübten Reize erblich werden können. Aber mit der Ablehnung dieser Auffassung bleibt die Möglichkeit der Orthogenese bestehen, indem die äußeren Faktoren auf das Keimplasma einen direkten, im Laufe der Zeit sich verstärkenden Einfluß ausüben können. Man darf also die Orthogenese nicht, wie es vielfach geschieht, als einen integrierenden Bestandteil des Lamarckismus ansehen, denn sie verträgt sich vollkommen mit den Anschauungen Weismanns hinsichtlich der Vererbung.

Im Gegensatz zur Orthogenese steht eine andre Art geradliniger Evolution, welche ich »Orthoselection« nennen will; ich verstehe darunter keine besondere Art der Zuchtwahl, sondern es soll damit nur eine auf der einmal eingeschlagenen Bahn fortschreitende Wirkungsweise der Zuchtwahl bezeichnet werden. Sie gilt nur für Anpassungen und bedeutet, daß Selection nach einer bestimmten Richtung durch Generationen hindurch die begünstigten Individuen auswählt, den Rest eliminiert und so langsam die betreffende Anpassung »züchtet«, d. h. von Stufe zu Stufe hebt. Der Gegensatz zwischen Orthogenese und Orthoselection ist streng genommen nur ein numerischer: bei Orthoselection wird nur ein Bruchteil der Art-

Digitized by Google

genossen durch die äußeren Faktoren auf eine höhere Stufe gehoben und bleibt deshalb im Kampfe ums Dasein erhalten, die übrigen werden überhaupt nicht verändert oder im ungünstigen Sinne und gehen deshalb zugrunde; bei Orthogenese werden alle Artgenossen im wesentlichen in gleicher Weise durch die Außenwelt oder die Gebrauchswirkungen umgestaltet. Gleichgültig ist dabei, wie viele phyletische Bahnen von einer Stammform ausgehen und wie lang jede einzelne ist oder wieviel Seitenäste sie abgibt. Entscheidend ist immer, wie die geradlinige Evolution zustande kam, daß sie geradlinig ist, ist selbstverständlich.

Der Gegensatz zwischen Orthogenese und Orthoselection ist bis jetzt meines Wissens noch nicht scharf genug präzisiert worden, und daraus erklären sich manche irrtümliche Behauptungen. Ich verweise hier auf das, was ich (1902) kürzlich gegen die Jäkelsche (1902) Auffassung der Orthogenese bemerkt habe. Im speziellen Falle ist es oft schwer, festzustellen, ob Orthogenese oder Orthoselection vorliegt. Die Anhänger von Weismann und Wallace werden die Entwicklung des Pferdefußes auf Orthoselection zurückführen, während ich mich auf die Seite der Lamarckianer stelle und darin eine orthogenetische Gebrauchswirkung sehe.

Komplizierte Anpassungen, z. B. das Auge oder das Gehörorgan eines Wirbeltieres oder die Zeichnung eines Blattschmetterlings, können unmöglich durch ectogene Orthogenese, lediglich durch den Wechsel der äußeren Faktoren oder durch andauernden Gebrauch geschaffen worden sein (vgl. den VI. Einwand, S. 65 ff.). Hier sind wir wieder auf Orthoselection angewiesen, denn die Reize der Außenwelt halten keine bestimmte Richtung ein und können daher auch nicht irgend eine komplizierte Einrichtung langsam von Stufe zu Stufe vervollkommnet haben, ganz abgesehen davon, daß dieselbe klimatische Veränderung, welche auf die verschiedensten Arten gleichzeitig einwirkte, unmöglich bei jeder Species die gerade erwünschte Verbesserung bewirken konnte. Wie weit andauernder Gebrauch ein Organ zweckmäßig umzugestalten vermag, läßt sich zurzeit nicht sicher beurteilen, aber zweifellos haben auch die Gebrauchswirkungen ihre Grenzen. Der bloße Lichtreiz vermag einen Pigmentfleck nicht zur Bildung einer Linse anzuregen, ebensowenig wie Schallwellen an einem einfachen Labyrinth halbzirkelförmige Kanäle hervorrufen können. Ja vielleicht kann man nicht einmal annehmen, daß bloß durch die Schwimmbewegung die Vorderextremität eines Säugers bis zur Walflosse umgestaltet wurde. Ectogene Orthogenese genügt also nicht zur Erklärung komplizierter

Digitized by Google

Anpassungen, sondern sie bedarf zu ihrer Unterstützung der Orthoselection.

Die für bestimmt gerichtete Evolution sprechenden Tatsachen.

Obwohl Orthevolution streng genommen eine Selbstverständlichkeit bedeutet, da eine in Zickzacklinien verlaufende Stammesgeschichte einer Art gar nicht denkbar ist, so ist es doch nicht ohne Interesse, diejenigen Gruppen von Tatsachen kennen zu lernen, welche beweisen, daß die Natur eine einmal eingeschlagene Bahn in der Regel durch viele Generationen und Arten hindurch festzuhalten pflegt und bei divergierender Entwicklung von einem Punkt des Stammbaums nur in eine beschränkte Zahl von Seitenästen ausläuft. Über den letzteren Punkt sind sich wohl alle Descendenztheoretiker einig. So zahlreiche Variationen von einer Art bei großem Material nachweisbar sein mögen, so haben wir keinen Grund zur Annahme, daß dadurch die phyletische Entwicklung nach allen denkbaren Richtungen ausstrahlt. Der Grund ist offenbar der, daß immer nur wenige Variationen einen wirklichen Fortschritt bedeuten und daher imstande sind, sich neben dem bestehenden Zustande der Art oder unter Verdrängung desselben sich zu halten. Ein Organismus ist in dieser Hinsicht wie eine Maschine oder wie ein Kunstwerk, für das viele Möglichkeiten zur Verschlechterung, aber wenige zur Verbesserung gegeben sind. Nachdem ich oben Autoren genannt habe, welche für autogenetische Orthevolution eingetreten sind, seien hier noch einige Namen genannt, die sich für ectogenetische Orthogenese ausgesprochen haben, was natürlich nicht ausschließt, daß manche von ihnen auch das Prinzip der Orthoselection anerkennen: Darwin, M. Wagner (1868, S. 58), Cope, Scott, Cunningham, Osborn, Headley, Henslow, Emery, Döderlein, Haacke, Neumayr (1889, S. 60, 61), Rosa, Piepers, Eimer, von Linden, Lloyd Morgan und Weismann (in seiner Germinalselection), Heincke (1898, S. CV), Whitman (1904).

Folgende Tatsachen lassen sich für Orthevolution ins Feld führen, wobei ich es unentschieden lasse, ob sie mit größerer Wahrscheinlichkeit auf Orthogenese oder auf Orthoselection zu beziehen sind.

1. Die »analogen oder parallelen« Variationen, von denen Darwin (Var. II, S. 395—400) zahlreiche Fälle anführt. Er versteht darunter, daß bei verwandten Arten oder Rassen eine Neigung besteht, gleiche oder ähnliche Abänderungen zu bilden, entweder weil sie eine ähnliche Konstitution haben — Kurzschnäuzigkeit bei Bulldogge und Mops, federfüßige Rassen bei Hühnern, Tauben,

Digitized by Google

Kanarienvögeln, Federhauben bei denselben (Fig. 11, 12, S. 39, 41) und andern Vögeln — oder eventuell auf dieselbe gemeinsame Stammform zurückschlagen oder ihre Organe in derselben Weise brauchen. Die vergleichende Anatomie erbringt viele Beispiele dafür, daß eine bestimmte Richtung der Neubildung bei allen Gliedern einer großen Familie beobachtet wird, aber bei den verschiedenen Arten in ungleichem Maße. So die Reduktion der Afterzehen bei den Artiodactylen, welche bei einigen Gattungen (Giraffe, Kamele, Lamas) schon bis zum völligen Schwund derselben geführt hat. Die oben für die Pulmonaten erwähnte Umbildung des ursprünglich einheitlichen Genitalganges in einen doppelten und schließlich dreiteiligen kehrt auch bei den Ophisthobranchiern wieder. Häufig kann aus mechanischen oder physikalischen Gründen eine Vervollkommnung nur durch Umbildung nach einer Richtung hin eintreten und führt dadurch zu konvergenten Veränderungen (Becheraugen erhalten eine Linse; Ähnlichkeit des Herzens bei Krokodilen, Vögeln, Säugern; Placenta bei *Perameles* unter den Beuteltieren und bei den Placentalia; Verlängerung der Zungenbeinhörner bei Spechten, Kolibris und einigen Tenuirostres, damit die Zunge weit vorgestreckt werden kann; für viele Wirbeltiere hat Eimer eine gesetzmäßige Veränderung der Längsbinden zu Flecken und dann zu Querbinden nachgewiesen; bei verschiedenen Ordnungen der Säuger besteht die Tendenz, die Augen- und Schläfenhöhle durch einen Postorbitalfortsatz des Stirnbeines zu trennen).

2. Die exzessiven Bildungen, welche häufig weit über die Grenze der Nützlichkeit hinausgehen und dann nur durch Orthogenese zu erklären sind: Hauer des Hirschebers (*Babirussa alfurus* (Fig. 55), riesige Hörner mancher Wildschafe und Steinböcke; der enorm verlängerte, fast die doppelte Länge des übrigen Körpers erreichende fadendünne Hals des Rüsselkäfers *Apoderus tenuissimus* Pascoe; die Walgattung *Mesoplodon*, deren Maul nur wenig im Alter geöffnet werden kann, weil jederseits ein Unterkieferzahn den Oberkiefer umgreift. Derartige Hypertrophien waren gewiß häufig die Ursache des Aussterbens mancher Tiere der Vorwelt (Stoßzähne des Mammut, Geweih des irischen Riesenhirsches, Eckzähne des *Smilodon neogaeus*, vgl. hierzu den vortrefflichen Aufsatz von Döderlein, 1887).

In andern Fällen bedingt die exzessive Vergrößerung eines Organs eine besonders hohe Leistungsfähigkeit, und dann kann sie auf Orthoselection allein oder in Verbindung mit Orthogenese beruhen. Ich erinnere an die riesigen, ungefähr der halben Stirnbreite

Digitized by Google

gleichkommenden Augenstiele des Taschenkrebses *Macrophthalmus latreillei* Desm. und an die noch längeren des *Podophthalmus vigil* Lam., an die langen Stielaugen der afrikanischen Fliege *Diopsis*; an die furchtbare Waffe des *Monodon*-Stoßzahnes und an die über den ganzen Köper mit langen spitzen Stacheln besetzte japanische Teufelskrabbe *Acantholithus hystrix*; an die enorm lange federartige Schwanzborste des Copepoden *Calocalanus plumosus* ♂, welche ungefähr fünfmal so lang wie der Körper ist und vielleicht als Schwebemittel dient; an die riesigen Zungenbeinhörner des Grünspechts und des Wendehalses, welche den Schädel umgreifen und bis zur Spitze des Oberschnabels vordringen; endlich an die wunderbar gestalteten Bewohner der Tiefsee, unter denen sich besonders die Fische durch

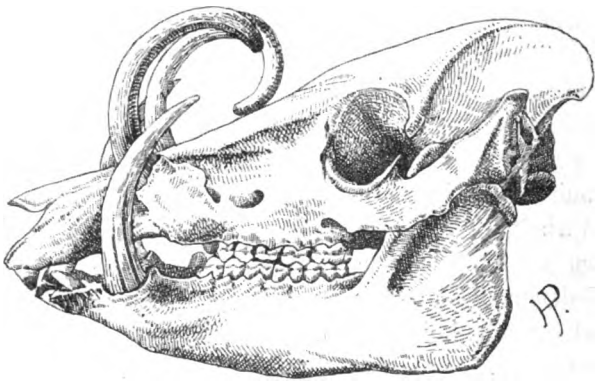


Fig. 55. Schädel des Hirschebers, *Babirassa alfurus*. 1/3 natürl. Größe. (Original.)

exzessiv entwickelte Organe auszeichnen. Ich lasse hier drei Abbildungen folgen, welche der schönen Monographie von Brauer über das Material der Valdivia-Expedition entnommen sind: Fig. 56, *Macrostomias longibarbatus* Brauer aus dem Golf von Guinea, mit riesigem, zum Tasten dienenden Kinnfaden, welcher mit einem von Tasthärchen umgebenen Leuchtorgan endet; Fig. 57, *Labichthys elongatus*, mit lang ausgezogenen, nach oben und nach unten umgebogenen Kiefern, die mit einer knopfförmigen, zähnchentragenden Anschwellung enden; Fig. 58, der bizarre *Megalopharynx longicaudatus* Brauer mit seinem enormen Maul und einer Anschwellung an der Schwanzspitze, die einem Leuchtorgan ähnlich sieht. Alle solche ungewöhnlichen Bildungen konnten wohl nur dadurch zustande kommen, daß durch viele Generationen hindurch die Umwandlung dieselbe Bahn einhielt.

Die Kulturformen der Tiere und Pflanzen besitzen ebenfalls nicht selten Bildungen von abnormer Größe, von denen sicher ist,

Digitized by Google

daß sie allmählich entstanden sind. Bei den riesigen Kämmen der spanischen und italienischen (Fig. 11, *e*) Hühner, oder den Kopfhauben der Houdans und Polen (Fig. 11, *b*, *d*), weiter auch bei den

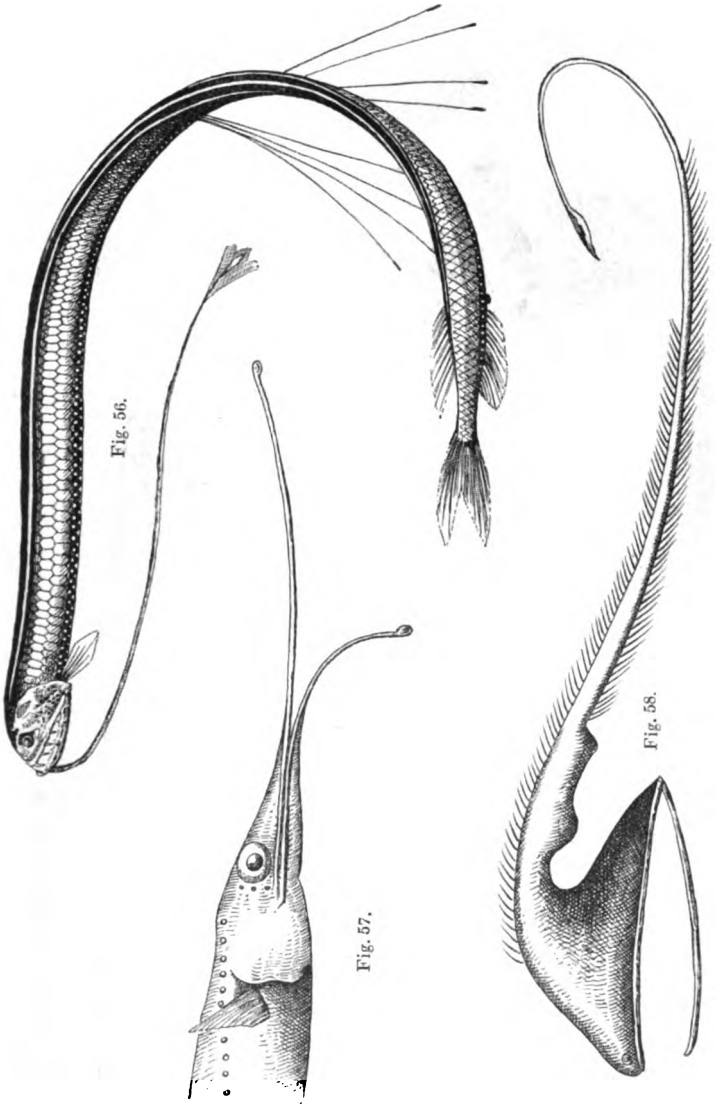


Fig. 56. *Macrostomias longibarbatus* Brauer, Golf von Guinea, 1880 m. Ein Leuchtorgan unter dem Auge, 146 Leuchtorgane jederseits in der lateralen und 179 in der ventralen Reihe. ⅔ natürl. Größe.
Fig. 57. *Labichthys elongatus* (= *Avocettina infans*), Kopf. Ostafrik. Küste, 1668 m, etwas vergrößert.
Fig. 58. *Megalopharynx longicaudatus* Brauer, Golf von Guinea, 3500 m. Natürl. Größe.
Alle 3 Figuren aus A. Brauer, Tiefseefische der Valdivia-Expedition I.

7—11, in seltenen Fällen sogar 18 Fuß langen Schwanzfedern der japanischen Phönixhähne (Fig. 59) mag in erster Linie Orthoselection vorliegen, indem der Mensch die besonders auffälligen Exem-

Digitized by Google

plare bevorzugte; in andern Fällen, z. B. bei den riesigen Hörnern der Steppenrinder, müssen die äußeren Faktoren orthogenetisch ge-

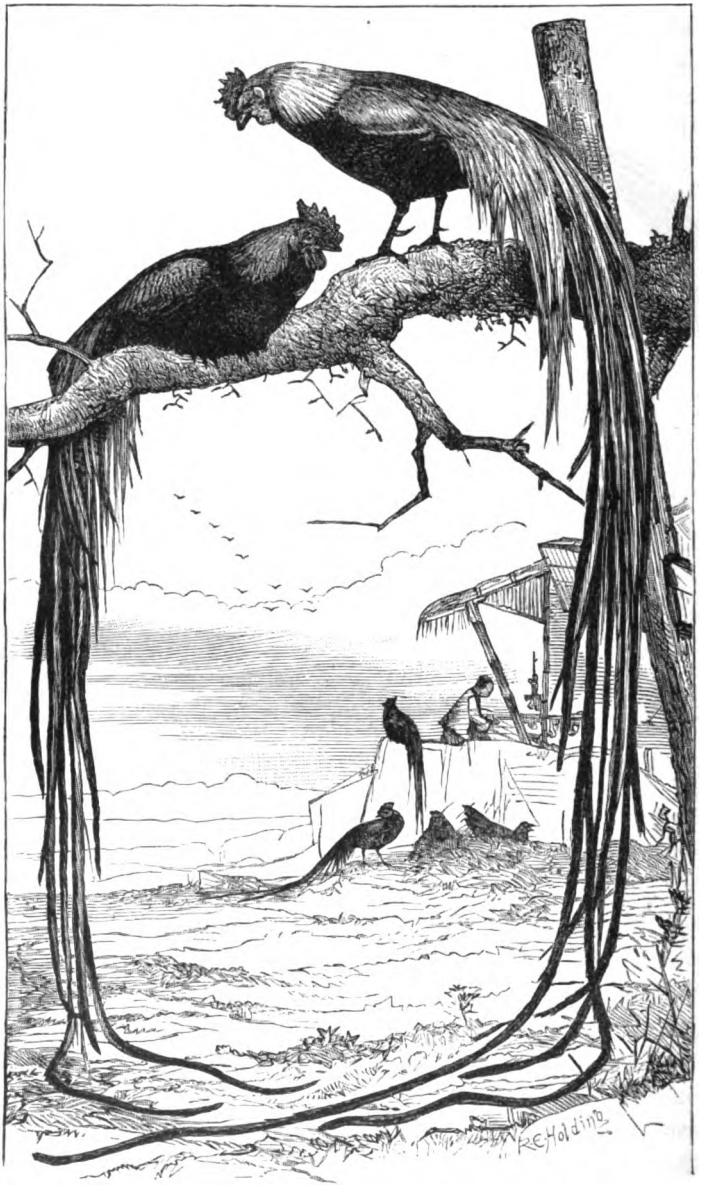


Fig. 59. Japanische Phönixhühner. (Nach Romanes.)

wirkt haben, da die Vergrößerung für den Menschen eher nachteilig war.

Digitized by Google

3. Die Konstitution, die stoffliche Zusammensetzung des Körpers, wird in vielen Fällen nur ein Abändern nach wenigen Richtungen gestatten (Eimer 1897, S. 15). Der Züchter vermag keineswegs alle gewünschten Formen und Farben zu erzeugen. Es ist noch nie gelungen, eine blaue Maiblume, ein Gras mit geteilten Blättern, ein Huhn mit einem Papageischnabel zu züchten. Ebenso können wir behaupten, daß eine Chorda dorsalis nie bei einem Käfer auftreten kann. Durch die Zugehörigkeit eines Tieres zu einer Gruppe wird die Variabilität desselben in bestimmte Grenzen eingeengt, die in vielen speziellen Fällen wohl sehr eng sein werden. Wenn man freilich sieht, welche bizarre Gestalten vorkommen, so wird man den Lebewesen eher eine sehr große als eine zu geringe Plasticität zuschreiben. Bei hoch und einseitig in Anpassung an eine besondere Lebensweise differenzierten Organismen kann die Variabilität auf ein engbegrenztes Gebiet beschränkt sein, aber sie hört deshalb nie auf, und Rosa (1903) ist im Irrtum, wenn er glaubt, es gäbe ein »Gesetz der progressiv reduzierten Variabilität«. Unsre höchstspezialisierten Säuger (Giraffe, Elefant, Wale, Strauße, Kiwi usw.) sind noch sehr variabel. Nur die Breite des Abänderungsspielraumes nimmt im Laufe der Evolution ab, aber diese Reduktion führt nicht, wie Rosa behauptet, schließlich zu einem Mangel an Variationen. Vgl. meine Schrift (1904) gegen Rosa. Auch Jensen (1907, S. 236) spricht irrtümlicherweise von einem »Versiegen der fortschreitenden Variabilität aus inneren Gründen«.

4. Durch die Korrelationen, welche jedes Organ mit andern verbinden, wird sein Abänderungsspielraum begrenzt. In dem dritten Teile meiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonen« habe ich gezeigt, daß die progressive Differenzierung Hand in Hand gegangen ist mit einer Zunahme der Größe, also wohl von verbesserten Ernährungsbedingungen abhängt. Hierdurch wurde die Zahl der Kiemen vermehrt, was wieder korrelativ die Niere, das Blutgefäßsystem und andre Organe beeinflußte.

5. Die paläontologischen Tatsachen. Überall wo ein großes Material die Aufstellung eines Stammbaumes gestattet, sehen wir eine beschränkte Zahl von Evolutionsrichtungen, welche trotz einzelner Seitenäste im wesentlichen geradlinig verlaufen. Siehe hierzu Scott (1894).

6. Die Formenketten recenter Arten, d. h. wenn mehrere Arten sich so durch Übergänge verbinden lassen, daß sie als eine Evolutionsrichtung aufgefaßt werden müssen. Vgl. hierzu F. und P. Sarasin (1899), welche die hierher gehörige Literatur erwähnen, und meine *Cerion*-Arbeit (1907).

Digitized by Google

B. Die Entwicklung einer Singularvariation zu einer Pluralvariation.

Wenn eine Variation durch den direkten Einfluß der äußeren Faktoren eines lokalen Gebietes — sei es auf das Keimplasma, sei es auf das Soma mit erblicher Nachwirkung — hervorgerufen wird, so wird sie in der Regel sofort in einer größeren Anzahl von Individuen, also als Pluralvariation auftreten. Diese Tiere werden dann Gelegenheit haben sich unter sich zu vermehren, so daß sie der Gefahr nicht ausgesetzt sind, durch Kreuzung mit der Stammform unterdrückt zu werden. Sie werden sich also als lokale Varietät zu halten vermögen, namentlich dann, wenn Jahr für Jahr ihre Entstehung unter dem Einfluß derselben Faktoren sich wiederholt.

Sehr viele neue Formen entstehen jedoch nicht in dieser Weise als »direkte oder bestimmte Variationen«, wie Darwin sich ausdrückte, sondern als »spontane oder individuelle« Abänderungen des Keimplasmas, und solche treten sehr oft nur in wenigen Exemplaren auf. Sie werden nicht Gelegenheit finden unter sich Reinzucht zu üben, sondern werden sich verteilen unter die vielen Individuen der Stammform, und werden daher mit diesen copulieren. Werden sie nun durch den verwischenden Einfluß der Kreuzung unterdrückt werden, oder werden sie sich halten können, vorausgesetzt daß sie dem Kampf ums Dasein ebenso gewachsen sind wie die Stammform? Die Antwort haben wir schon oben bei Besprechung der Vererbung nach Kreuzungen gegeben. Die alternative Vererbung der echten Mendelome und der Mutationskreuzungen ist das Mittel, um Singularvariationen allmählich zu einer Rasse oder Varietät werden zu lassen, vorausgesetzt, daß die neue Variation sich nicht recessiv verhält. Ich verweise wegen weiterer Einzelheiten auf das dort (S. 366) Gesagte.

Schon vor der Erkenntnis dieser Vererbungsregeln haben einige Forscher behauptet, daß jede Singularvariation im Laufe der Zeit zu einer Pluralvariation werden müsse. Diese Forscher leugnen also den verwischenden und die Gegensätze ausgleichenden Effekt der Kreuzung, oder sie verweisen auf vereinzelte Fälle, wo irgendwelche Abweichungen (Monstrositäten) durch Generationen hindurch immer wieder aufgetreten sind. Daß diese Ansicht nicht richtig ist, geht zur Evidenz aus den Erfahrungen der künstlichen Züchtung hervor, deren Cardinalbedingungen Reinzucht, Vermeidung dieses Effekts der Kreuzung ist. Ihren schärfsten Ausdruck hat jene Ansicht gefunden

Digitized by Google

durch Delboeuf (1877), der ein nach ihm genanntes Gesetz aufgestellt hat, welches lautet: »Du moment qu'une cause constante fait varier un type, dans une proportion aussi faible que l'on voudra, les variations finissent par lui disputer victorieusement la place«, oder in andrer Form: Wenn eine Variation bei einer Generation einer Art infolge irgend einer Ursache auftritt, und sei es auch bei noch so wenigen Individuen, so muß sie sich erhalten und schließlich immer zahlreichere Individuen ergreifen, wenn nur die folgenden Generationen sich ebenso verhalten wie die erste. Delboeuf gibt seinem Beweise folgende mathematische Form. In einer Generation von n Individuen, von denen jedes mit A bezeichnet wird, trete eine Eigenschaft in verstärktem Maße bei einem Individuum $(= A + 1)$ und in schwächerem Maße bei einem andern Individuum $(= A - 1)$ auf. Dann ist

$$\text{Generation I} = nA + 1(A + 1) + 1(A - 1).$$

Jedes der n Tiere erzeugt nun wieder n gleiche Nachkommen und ein Tier mit verstärkter und eins mit abgeschwächter Eigenschaft. Dann setzt sich die zweite Generation in folgender Weise zusammen:

$$\begin{aligned}
nA \text{ erzeugen} &= n \cdot nA + n(A + 1) + n(A - 1)\\
1(A + 1) \text{ erzeugt} &= \quad , \quad n(A + 1) + 1A + 1(A + 2)\\
1(A - 1) \quad , &= \qquad\qquad n(A - 1) + 1A + 1(A - 2)\\
\text{also Gen. II} &= n^2A + 2A + 2n(A + 1) + 2n(A - 1) + 1(A + 2) + 1(A - 2).
\end{aligned}$$

Die neuen Eigenschaften $A + 1$ und $A - 1$ sind also im Vergleich mit der ersten Generation $2n$ mal zahlreicher geworden, und dieses Resultat muß von Generation zu Generation zunehmen.

Dieses Gesetz hat die Anerkennung von Giard (1877) und Baron (1890, 1898) gefunden, während Houssay (1892) und Delage (1895) mit Recht darauf hinweisen, daß es von einer ganz unmöglichen Voraussetzung ausgeht und daher trotz der mathematischen Beweisführung hinfällig ist. Zunächst wiederholen sich solche Singularvariationen durchaus nicht immer in jeder Generation. Und weiter, wenn einmal unter den Geschwistern A sich eine Form $A + 1$ befindet, so sind die Nachkommen von $A + 1$ keineswegs wieder alle oder fast alle $A + 1$, sondern die meisten schlagen auf die Stammform zurück, und die Formel für diese Nachkommen fällt dann ganz anders aus als $n(A + 1) + 1A + 1(A + 2)$. Man sehe z. B., wie wenig in dem oben (S. 341, Fig. 52) erwähnten Schröderschen Versuch die Nachkommen der melanistischen Stachelbeerspanner ihren Eltern glichen. Delboeuf macht die unmögliche Annahme, daß die »diverses

Digitized by Google

générations propagent suivant les mêmes rapports«, und damit wird das ganze Gesetz wertlos. Da demnach das Delboeufsche Gesetz nicht in der Natur existiert, und da ferner manche Variationen, wie wir oben sahen, recessiv sind oder dem intermediären Vererbungstypus bei Kreuzungen folgen, so müssen noch andre Mittel vorhanden sein, durch welche beginnende Divergenz konstant werden und zu der numerischen Stärke einer Varietät (Rasse) anwachsen kann. Es muß in der Natur Mittel geben, durch welche Kreuzungssterilität oder Kreuzungsunmöglichkeit (»Amixie« von Weismann, »segregate breeding« oder »segregation« von Gulick, 1905) zwischen einer entstehenden Varietät und der Stammform bewirkt wird, sonst würde die Minorität sofort wieder von der Majorität absorbiert werden. Die Tragweite solcher Mittel reicht natürlich weit über das Gebiet der Selectionslehre hinaus, denn die neue Varietät braucht die Stammform nicht zu bekämpfen; sie haben ganz allgemein die größte Bedeutung für die Descendenzlehre, insofern sie verständlich machen, wie eine Varietät neben einer Stammform entstehen, bzw. wie eine Art sich in zwei Arten spalten kann, indem aus einer Paarungsgemeinschaft zwei werden. Wie besonders M. Wagner, Weismann, Gulick und Romanes in ihren Schriften ausgeführt haben, wird in der Natur dieses Ziel erreicht durch

III. Isolationsmittel,

also auf prinzipiell demselben Wege, den der Züchter einschlägt bei der Erzeugung neuer Abarten. Sie zerfallen in zwei Kategorien, je nachdem eine räumliche Trennung stattfindet oder nicht.

A. Geographische oder räumliche Isolation.

Eine Art breite sich so weit über das ursprüngliche Wohngebiet aus, daß ein Teil der Individuen in veränderte Existenzbedingungen gerät und sich hier zu einer neuen Varietät entwickelt. Daß eine so entstandene geographische Rasse (Lokalform) auf Grund besonderer, ihr allein zukommender, aber der Stammform fehlender Eigentümlichkeiten in das ursprüngliche Wohngebiet zurückwandert und die Stammform verdrängt, scheint nicht vorzukommen und ist auch wohl kaum möglich, weil diese Vorzüge mit der Rückwanderung wieder verschwinden würden. Erst wenn die Differenzen sich so gesteigert haben, daß die Varietät zu einer guten Art geworden ist und damit die betreffenden Vorzüge sich erblich befestigt haben, kann die Rückwanderung und damit eventuell eine Berührung mit

Digitized by Google

der Stammform eintreten. Aber selbst dann tritt der Interspezialkampf sehr häufig nicht ein. Wir sehen, daß *Corvus corone* und *cornix* ungefähr so verbreitet sind, daß jene westlich, diese östlich von der Elbe lebt. An der Berührungsgrenze kommt es häufig zu Bastarden, ein Beweis, daß eine sexuelle Aversion nicht vorliegt, aber diese Bastarde gewinnen nicht an Terrain, was dafür spricht, daß sie entweder durch Kreuzung mit den Hauptformen wieder verschwinden oder im Kampf ums Dasein irgendwie benachteiligt, vielleicht weniger fruchtbar sind.

Die geographische Isolation kann eine dauernde, vollständige sein, wenn die nahverwandten Formen niemals oder höchstens an den Grenzen ihrer Verbreitungsgebiete zusammentreffen, oder eine periodische, unvollständige, wenn sie sich nur auf die Fortpflanzungszeit erstreckt, während nach dieser die betreffenden Arten durcheinander vorkommen. Letzteres gilt für manche Fische und Vögel. Von den etwa zwölf bekannten Albatrosarten der südlichen Halbkugel gehören neun oder zehn zum australischen Gebiet und fliegen vielfach durcheinander. Zur Brutzeit aber suchen sie stets getrennte Gebiete auf, und dieser Umstand, vielleicht auch Differenzen in der Nahrung, genügten, um jene Speciesunterschiede heranzubilden. — Es ist leicht einzusehen, daß die Bedeutung der geographischen Isolation für die Artbildung sich nach folgenden drei Verhältnissen richtet. Sie ist erstens um so wirksamer, je mehr sie mit Amixie (Weismann 1872) verbunden ist, d. h. mit der Unmöglichkeit einer Kreuzung zwischen der Stammform und der Varietät. Zweitens ist sie um so wirksamer, je mehr die Lebensbedingungen des neuen Wohngebietes von denen der ursprünglichen Heimat abweichen, also im allgemeinen je weiter die Varietät sich in vertikaler oder in horizontaler Richtung entfernt hat. Drittens je mehr die Art überhaupt zur Variabilität neigt, d. h. je leichter sie auf äußere Reize reagiert. So erklärt es sich, warum Inseln, isolierte Gebirge, abgeschlossene Bergtäler, Wüsten und andre Isolationsgebiete durch einen Reichtum an »endemischen Formen« ausgezeichnet sind, und wie auch anderseits dieser Einfluß um so größer ist, je geringer die Locomotionsfähigkeit einer Art ist und je mehr diese daher durch Schwerfälligkeit und Langsamkeit sich selbst isoliert. Aus diesem Grunde neigen vornehmlich Landschnecken auf Inseln zum Zerfall in viele Arten (z. B. über 80 Arten und etwa 100 Subspecies der Gattung *Cerion* [Strophia] auf den Bahama-Inseln, ferner nach Gulick [1905] 2—300 Arten und über 1000 Varietäten von *Achatinella* auf der Sandwichinsel Oahu. Selbst wenn Gulicks Zahlen viel zu hoch gegriffen sind, was nach Borcherdings

Digitized by Google

Untersuchungen sehr wahrscheinlich ist, bleibt die Tatsache eines außerordentlichen Artenreichtums auf dieser in viele isolierte Täler zerklüfteten Insel bestehen).

Gulick ist so weit gegangen, daß Isolation per se zur morphologischen Divergenz führen müsse. Dieser Satz ist offenbar unrichtig. Isolation kann wohl einmal bestehende Unterschiede festhalten, aber nicht neue schaffen und auch nicht die vorhandenen verstärken; es fehlt ihr, wie Headley (1900, S. 178) richtig bemerkt, der »cumulative effect«. Der Artenreichtum der Achatinellen auf Oahu erklärt sich zur Genüge aus der vereinigten Wirkung der geographischen und der biologischen Isolation, denn jedes Tal gewährt besondere Existenzbedingungen und zahlreiche Möglichkeiten einer verschiedenen Lebensführung.

Die geographische Isolation wirkt infolge verschiedener Lebensbedingungen in den meisten Fällen — wenngleich nicht immer — auf die Organisation ein und führt damit zu verminderter Fruchtbarkeit solcher Individuen, welche in den Grenzgebieten etwa zufällig zusammenstoßen sollten. Nach dieser Richtung sind Versuche von Standfuss (1905) von Interesse. Er fand bei einigen Kreuzungen von Lokalrassen mit geringen, aber deutlichen morphologischen Unterschieden (*Dilina tiliae*, ♂ von Zürich, ♀ von Wien, Breslau, Berlin; *Saturnia pavonia*, ♂ von Zürich, ♀ von Dalmatien, Italien; *Epicnaptera ilicifolia*, ♂ von Schlesien, ♀ von Riga) kein Nachlassen der Fruchtbarkeit, aber intermediäre Bastarde, wie sie bei gekreuzten Arten die Regel sind. Wohl aber zeigte sich geringe Nachkommenschaft bei *Spilosoma rustica* ♀ aus Calabrien, Rumänien × var. *mendica* ♂ aus der Schweiz, aus Deutschland und Frankreich; desgl. bei *Callimorpha dominula* aus Deutschland, Frankreich, Schweiz × var. *persona* aus Toskana, Calabrien. Wir sehen hier sehr deutlich, daß die physiologische Divergenz Hand in Hand geht mit der morphologischen, und daß diese jener vorangeht. Stammart × Varietät zeigen verminderte Fruchtbarkeit, während die Vermehrungsfähigkeit ungeschwächt ist, wenn die morphologischen Unterschiede so gering sind, daß sie noch nicht als Varietäten von den Systematikern angesehen werden.

B. Isolation auf demselben Wohngebiete.

Sie tritt auf als biologische oder als sexuelle Isolation.

a) **Biologische Isolation** durch Änderung der Lebensweise. Dieses Mittel ist von höchster Bedeutung für die Differenzierung der Arten

Digitized by Google

auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl. Die Überproduktion an Individuen zwingt viele Tiere derselben Art zu etwas abweichenden Lebensgewohnheiten. Sie ändern in der Wahl der Nahrungsmittel, der Aufenthaltsorte und der Verstecke, in der Zeit der Geschlechtsreife, in den Brutplätzen, in der Ablage der Eier, in der Brutpflege oder in andern Instinkten etwas ab. In vielen Fällen wird damit eine geringfügige lokale Isolation verbunden sein, eine unbedeutende Veränderung des Wohnortes, z. B. durch Wanderung vom Waldrand auf die Wiese oder in das Innere des Forstes, aus trockenem Standorte in einen feuchten, aus niedrigem Gebiet in etwas höheres Terrain. Dadurch ist die Möglichkeit einer gewissen Reinzucht gegeben, und führt diese zu Unterschieden, welche für die Sinne des betreffenden Tieres wahrnehmbar sind (Auge, Nase, Gehör), so kann sich allmählich ein Rassengefühl entwickeln, welches die Vermischung mit der Stammform ausschließt. Es entsteht auf diese Weise eine konstante Varietät, welche aber mit der Stammform zusammen vorkommt, vieles in der Lebensweise mit ihr gemeinsam hat, z. B. mit ihr dieselben Plätze aufsucht, denselben klimatischen Schädlichkeiten ausgesetzt ist und von denselben Feinden verfolgt wird. Hat nun eine solche Varietät besondere Schutzmittel, größere Fruchtbarkeit oder andre Vorzüge, so kann sie im Kampf ums Dasein günstiger gestellt sein als die Stammform und erhalten bleiben, während diese zugrunde geht, oder auch sie direkt verdrängen, falls nämlich beide Formen noch während einer gewissen Lebensperiode in direkter Konkurrenz miteinander stehen.

Ich will das Gesagte zunächst durch einige fingierte Beispiele erläutern. Von einer Schmetterlingsart seien z. B. 30 % der begatteten Weibchen aus Futtermangel gezwungen worden, ihre Eier an eine Pflanze zu legen, welche nicht identisch, aber verwandt ist mit derjenigen, an der sie selbst als Raupen gefressen haben, wie z. B. nach Standfuss *Sphinx nerii* bei uns, wenn er keinen Oleander findet, seine Eier an der dieser Pflanze verwandten Vinca major und minor absetzt. Von den Weibchen, welche als Raupen an dieser neuen Futterpflanze gefressen haben, wird ein Teil (vielleicht unter Umständen sogar alle) zu derselben zur Eiablage zurückkehren, auch wenn sie von Männchen begattet werden, welche an der ursprünglichen Nährpflanze gesessen haben, denn dieser Instinkt gehört nur dem einen Geschlecht an, und es ist anzunehmen, daß die Weibchen solche Pflanzen aufsuchen, die sie als Raupen frequentiert haben und nun als Imagines am Geruch oder Aussehen wieder erkennen.

Digitized by Google

Pictets[1]) Versuche haben gezeigt, daß durch andre Futterpflanzen die Färbung der Flügel erblich beeinflußt werden kann. Besitzt nun die so entstandene Varietät irgendwelche Vorteile, hat sie z. B. eine bessere Schutzfärbung oder ist sie konstitutionell widerstandsfähiger, so kann sie erhalten bleiben, während die Stammform ausstirbt. Ist sie dieser nicht überlegen, so können beide Formen nebeneinander existieren. — Von einer Möwenart, welche in offenen Nestern brütet, nehme ein Teil der Weibchen die Gewohnheit an in zufällig vorhandenen Erdlöchern und Höhlen zu nisten und gehe schließlich dazu über, nach Art vieler Procellariiden selbst unterirdische Gänge zu graben. Diese Gewohnheit wird auf die Organisation verändernd einwirken. Da die so entstandene Varietät im Wettbewerb um die Nahrung noch mit der Stammform konkurriert, so ist eine Verdrängung der letzteren möglich. Ebenso möglich ist natürlich, daß es nicht zum Intervarietalkampf kommt, sondern daß genügend Nahrung für beide Formen vorhanden ist, so daß schließlich zwei nahverwandte Arten auf demselben Gebiet anstatt einer angetroffen werden. — Von einer Froschart, die auf sumpfigem Terrain lebt, breite sich ein Teil der Tiere infolge zu starker Übervölkerung auf trockene Gebiete aus, und die Folge dieser veränderten Lebensweise sei neben morphologischen Abänderungen eine etwas frühere Laichzeit. Wenngleich Varietät und Stammform dieselben Gewässer zum Absetzen der Eier und zur Paarung aufsuchen, so ist doch infolge der verschiedenen Brunstzeit eine Vermischung ausgeschlossen. Die Larven aber können in Konkurrenzkampf miteinander treten, aus dem die früher laichende Varietät voraussichtlich als Sieger hervorgehen wird. — Eine im Flachwasser lebende Meeresschnecke breite sich bis in die Gezeitenzone aus. Die so entstehende Varietät wird sich ziemlich rein unter sich kreuzen, da langsam kriechende Tiere während einer Flutzeit nicht allzuweit kommen. Die Larven der Stammform und der Varietät aber werden unter den gleichen Bedingungen leben und möglicherweise in Wettbewerb miteinander treten. — Diese vier Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß erstens biologische Isolation auf demselben Wohngebiet in vielen Fällen per se zu Reinzucht, also zur Bildung neuer Varietäten führen muß, auch ohne daß wir die Entwicklung eines Rassegefühls zu Hilfe zu nehmen brauchen, und daß zweitens mit der Entstehung einer Varietät

[1]) Arch. d. sc. phys. et nat. Genève (IV) 14, 1902, p. 537—40; 15, 1903, p. 98—101; 16, 1903, p. 585—88. Pictets Angaben sind aber noch zu knapp und allgemein gehalten, um für das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften verwertbar zu sein. Vgl. S. 349.

Digitized by Google

der Konkurrenzkampf mit der Stammform nicht immer aufhört, sondern im Gegenteil häufig eine um so schärfere Form annehmen muß, als die Zahl der Wettbewerber um dieselben Güter gestiegen ist. Die Zahl solcher Beispiele ließe sich noch leicht um Hunderte vermehren, denn jeder, der in der heimischen Fauna etwas Bescheid weiß, kennt gut unterschiedene, in demselben Gebiet vorkommende Arten — man denke an *Hydra fusca*, *grisea* und *viridis*, an *Rana fusca* und *arvalis*, oder an unsre Sylvien oder an den Baum- und Steinmarder —, die morphologisch sich nur wenig, biologisch aber sehr gut unterscheiden. In den Ostseeprovinzen leben *Lepus europaeus*, der deutsche Hase, und *Lepus timidus* (= *variabilis*) nebeneinander, ersterer mehr auf offenem Terrain und zwischen Feldern, letzterer besonders auf buschigem und bewaldetem Gebiet mit eingestreuten Wiesen. Im südlichen Schweden ist *Lepus europaeus* ausgesetzt worden, und hier kommen nach Lönnberg (1905) auch intermediäre Bastarde vor. Ein gutes Beispiel biologischer Artenbildung gewähren die großen, auf den Galapagosinseln lebenden Eidechsen der Gattung *Amblyrhynchus*. *A.* (*Conolophus*) *subcristatus* scheint die Stammform zu sein, denn sie besitzt die gewöhnliche Lebensweise und nährt sich als Landtier von Pflanzen. Der etwas größere *A. cristatus* hingegen geht als einzige bekannte »Meerechse« vielfach ins Wasser und frißt Seetang.

Nahverwandte Arten oder Varietäten haben häufig eine verschiedene Brunstperiode und sind dadurch vor Vermischung geschützt. So zerfällt der Hering nach Heincke in etwa zwölf Lokalrassen, welche entweder Frühjahrslaicher sind und dann die Küsten aufsuchen, oder als Herbstlaicher die mehr im offenen Meer gelegenen Bänke frequentieren. Ebenso lassen sich bei der gewöhnlichen Garneele, *Crangon vulgaris*, zwei Rassen unterscheiden, die äußerlich zwar nicht verschieden sind, von denen aber die eine im Frühjahr, die andre im Herbst laicht. Hutton (1897, S. 245) berichtet, daß auf den Kermadec-Inseln zwei Varietäten von *Oestrelata neglecta* vorkommen, welche zusammen leben, aber zu verschiedenen Zeiten brüten. Nach Hagmann (Zool. Jahrb. [Syst.] 24, 1906, S. 315) leben zwei nahverwandte Krokodile im Amazonenstrom nebeneinander. Der größere, dunklere *Caiman niger* hat seine Fortpflanzungszeit im Oktober und November, der kleinere, hellere *C. sclerops* im Mai und Juni.

Ich habe im persönlichen Verkehr mit Fachgenossen öfters die Beobachtung gemacht, daß bei den sogenannten Gegnern des Darwinismus gerade über jene zwei Punkte große Unklarheit herrscht, und dasselbe ergibt sich aus dem Studium der Literatur. So

Digitized by Google

behauptet Dahl (1889, S. 264) irrtümlich: »Es läßt sich nun zeigen, daß eine Trennung von Arten an einem Orte überhaupt nicht möglich war, wenn sich nicht gleichzeitig mit den trennenden Eigenschaften entweder eine Abneigung gegen die Kreuzung oder Unfruchtbarkeit zwischen den abweichenden Formen oder beides zusammen entwickelte.« Ferner schreibt noch neuerdings ein im Dienste der Zoologie so vielseitig bewährter Forscher wie Goette (1898, S. 23, 24) folgende total irrige Sätze: »Tritt dagegen bei einigen Individuen derselben Art eine sogenannte nützliche Abänderung auf, wodurch eine bessere Anpassung eines Organs an eine bestimmte Funktion oder ein ganz neues Organ zu demselben Zweck erzielt wird, so liegt die Sache wesentlich anders. Trotz der Abänderung der Organe kann freilich die alte Lebensweise beibehalten werden und daraus ein unmittelbarer Vorteil der abgeänderten Individuen gegenüber den nicht abgeänderten entspringen; er wird aber dadurch für das einzelne Individuum beschränkt oder geradezu aufgehoben, daß nunmehr die gleichgebildeten Angehörigen der in der Bildung begriffenen neuen Art untereinander in die schärfste Konkurrenz treten. Und offenbar häufiger als dieser Fall mit einem mindestens sehr zweifelhaften Nutzen der Abänderung für das einzelne Individuum, ist der andre Fall, daß mit der Bildung der neuen Form sich auch die Lebensweise verändert, und die Vertreter dieser neuen Art damit die Konkurrenz mit den früheren Artgenossen aufgeben. Von diesem Ausfall der Konkurrenz hat aber natürlich gerade die alte Art, die angeblich die weniger gut ausgerüstete ist, den größeren Nutzen, indem sie von den gefährlichen Konkurrenten befreit wird, wogegen die neue Art, trotz ihrer besseren Ausrüstung, die neue Konkurrenz unter ihren eignen Artgenossen zur notwendigen Folge hat.« Der Irrtum dieser Sätze erhellt aus dem oben Gesagten; um ihn aber noch deutlicher hervortreten zu lassen, wende ich jene Sätze auf das praktische Leben an. Dann würden sie besagen:

1. wenn ein armer Mann sich viel Geld erwirbt und reich wird, so ist das kein Vorteil für ihn, denn er tritt damit nur »in die schärfste Konkurrenz« mit andern Reichen;

2. zwischen Armen und Reichen existiert kein Wettbewerb irgendwelcher Art, sie haben keine gemeinsamen Feinde und sind nicht denselben schädigenden Einflüssen ausgesetzt. Exempla docent!

b) **Sexuelle Isolation.** Mit beginnender morphologischer Divergenz kommt es nicht mehr zu fruchtbaren Kreuzungen zwischen der auf demselben Wohngebiet zusammenlebenden Varietät und Stammform, weil folgende Möglichkeiten eintreten:

Digitized by Google

a) die Kreuzungen sind wenig fruchtbar und die Bastarde schwächlich;

b) die Copulationen haben kein Resultat, weil die Geschlechtsorgane und die Keimzellen nicht zueinander passen;

c) die geschlechtlichen Neigungen der beiden Formen verhalten sich verschieden, und die Tiere meiden sich infolgedessen.

Die Tatsache, daß zwei nahe verwandte Arten, die künstlich im Zustande der Domestikation sich leicht zur Bastardierung bringen lassen, in der Natur unvermischt nebeneinander bestehen, ist allbekannt, und auch darüber sind alle Forscher einig, daß die Beschaffenheit der Zeugungsorgane bzw. -produkte und die Art des Geschlechtslebens hierbei eine Rolle spielen. Die Ansichten gehen jedoch darüber auseinander, in welchem ursächlichen Verhältnis diese Faktoren zueinander stehen. Es lassen sich zwei Hauptrichtungen unterscheiden; die eine erklärt aus der zuerst auftretenden physiologischen Divergenz die nachfolgende morphologische, die andre umgekehrt aus der morphologischen die physiologische.

α) Prinzip der »physiologischen Selection«: Sterilität entsteht primär, morphologische Divergenz sekundär.

Dies Prinzip ist zuerst von Catchpool (1884, S. 4) klar ausgesprochen worden, daß nämlich »mutual sterility not the result, but the cause of divergence« ist. Etwas später, von 1886 an, hat es einen begeisterten Vertreter in Romanes gefunden und ist von ihm umfassend 1897, Kap. III geschildert worden. Neuerdings hat Hutton (1899, S. 92ff.) dasselbe Prinzip unter dem Namen »progressive infertility« verteidigt. Romanes bleibt freilich in jenem Werke nicht immer konsequent, indem er ab und zu auch zugibt, daß die morphologische Divergenz die physiologische veranlaßt haben oder gleichzeitig mit ihr entstanden sein könnte. Folgende Zitate werden diese Inkonsequenz beweisen. So sagt er (S. 54, 55): »Welchen Ursachen aber auch die nachträglichen morphologischen Abänderungen zugeschrieben werden mögen, der bemerkenswerte Punkt ist immer der, daß sie nach einer allgemeinen Regel aus der physiologischen entspringen. Denn in demselben Grade, in dem solche Unfruchtbarkeit zwischen zwei dasselbe Gebiet bewohnenden Abteilungen einer Species einsetzt, ist auch ihre Zucht untereinander verhindert, und daher ist auch für eine nachfolgende Divergenz des Typus Gelegenheit geschaffen, sei es durch den Einfluß der freien Variabilität allein, sei es durch den der natürlichen Auslese, die jetzt mehr oder weniger unabhängig auf jede der beiden für sich abgetrennten Gruppen wirkt.«

Digitized by Google

In demselben Sinne schreibt er S. 61: »Die Theorie der physiologischen Zuchtwahl erklärt diese ganz allgemeine Verkettung [von Unfruchtbarkeit und neuen morphologischen Charakteren] wenigstens für eine große Anzahl von Fällen durch die einfache Annahme, daß im großen und ganzen gerade die physiologische Eigentümlichkeit zu der morphologischen Divergenz führte, indem sie zwischen zwei Abteilungen einer vorher gleichförmigen Species die Schranke der Sterilität errichtete.« Anderseits behauptet er S. 63 (und ähnlich auch S. 55 u. 64), es mache für diese Theorie keinen wesentlichen Unterschied, »ob in bestimmten Fällen die Kreuzungssterilität vor oder nach irgend einer strukturellen oder andern Modifikation, mit der sie zusammen vorkommt, aufgetreten ist.« Es geht hieraus wohl hervor, daß Romanes selbst sich gescheut hat, die physiologische Selection auf alle Fälle auszudehnen.

Nach meiner Meinung ist die Theorie unhaltbar, denn es ist Tatsache, daß sehr viele Varietäten (namentlich bei Haustieren) derselben Art und auch einige Arten derselben Gattung, bei Pflanzen sogar in seltenen Fällen Arten verschiedener Genera untereinander fruchtbar sind. In solchen Fällen ist also die morphologische Divergenz vor der physiologischen entstanden. Das Prinzip der »physiologischen Selection« könnte also bestenfalls nur eine beschränkte Geltung haben. Nähere Erwägungen zeigen aber, daß, selbst wenn Unfruchtbarkeit ohne morphologische Divergenz einmal aus irgendwelchen Gründen (z. B. infolge von Inzucht) zwischen gewissen Individuen vorhanden ist, hieraus keine Spaltung in Varietäten, d. h. in zwei getrennte Paarungsgemeinschaften resultieren kann. Denn angenommen, daß innerhalb einer Species, deren Individuen mit a bezeichnet werden mögen, einmal ein kleiner Bruchteil (1 %) von Tieren (= b) auftritt, die nur unter sich fruchtbar sind, so werden die b-Individuen, da sie sich äußerlich nicht von a unterscheiden, keine Möglichkeit haben, sich gegenseitig zu erkennen. Die meisten von ihnen werden also Paare von der Formel $a \times b$ bilden, also unfruchtbar sein. Die wenigen Paare $b \times b$, welche zufällig zustande kommen, können nicht so viele Nachkommen erzeugen, daß in der zweiten Generation wieder 1 % der Individuen diese physiologische Abart bilden. Es werden weniger als 1 % sein, d. h. diese Abart kann sich nicht der Majorität gegenüber behaupten, sondern verschwindet allmählich wieder. Nimmt man an, daß 10 % die Eigenschaft erlangen, nur unter sich fruchtbar zu sein, so muß dieselbe schon in der dritten Generation erlöschen, wie Wallace (1889, S. 182) gezeigt hat, dessen Rechnung ich bestätigen kann. Macht man die noch günstigere Annahme, daß Jahr

Digitized by Google

für Jahr 10 % der Individuen diese Eigenschaft von neuem erlangen, so wird, wie ebenfalls Wallace gezeigt hat, damit das Verhältnis nur wenig günstiger. Es erhält sich dann nämlich diese physiologische Varietät bei etwas über 11 % der Individuen. — Geben wir selbst aber einmal zu, daß auf diese Weise zwei gleich zahlreiche Gruppen von *a*- und *b*-Individuen geschaffen würden, und daß die hierdurch auf die Hälfte herabgesetzte Vermehrungsziffer im Kampf ums Dasein keine nachteiligen Folgen hätte, so wäre immer noch nicht einzusehen, daß durch andauernde Panmixie innerhalb jeder Gruppe zwei verschiedene Durchschnittstypen geschaffen werden könnten. Denn da alle Tiere im wesentlichen gleich gebaut sind, unter denselben äußeren Bedingungen leben und sich auch biologisch nicht verschieden verhalten, so muß, wenn jede Gruppe nur genügend stark ist, der Durchschnitt gleich ausfallen, da die individuellen Unterschiede sich ausgleichen müssen. Das Prinzip der physiologischen Selection ist also nicht haltbar. Die Tatsachen, welche Hutton (1899, S. 94) zugunsten einer progressiven Unfruchtbarkeit zwischen Varietäten anführt, lassen sich auch in andrer Weise erklären. Es ist richtig, daß verschiedene Varietäten sich oft voneinander getrennt halten, auch bei hinreichender Gelegenheit zur Kreuzung. Beobachtungen an Haustieren machen es aber wahrscheinlich, daß solche Varietäten ein Rassegefühl besitzen und deshalb sich nicht paaren. Daß gut unterschiedene Varietäten oder sogar Arten sich fruchtbar kreuzen, wird namentlich bei Haustieren oder bei andauernder Gefangenschaft beobachtet, weil längerer Verlust der Freiheit leicht ein Schwinden des Rassegefühls zur Folge hat. Aus dem Gesagten läßt sich nur der Schluß ziehen: die Sterilität kann nicht vor, sondern höchstens gleichzeitig, bzw. nach der morphologischen Divergenz sich entwickelt haben. Simultane Entstehung ist sehr unwahrscheinlich, da beide Erscheinungen doch offenbar in einem kausalen Verhältnis zueinander stehen. Es bleibt also nur übrig:

β) Die morphologische Divergenz ist das Primäre; sie beeinflußt sekundär das Geschlechtsleben, so daß die sexuellen Funktionen und Empfindungen sich verändern und zu einer Isolation der beiden Formen führen.

Für die Richtigkeit dieses Satzes spricht die ganz allgemeine Tatsache, daß eine geringe Veränderung aller Organe einschließlich der primären und sekundären Genitalia eintreten kann, ohne daß die Neigung zu Kreuzungen und die Fruchtbarkeit nachläßt (vgl. S. 398 die Versuche von Standfuss). Ein leichter Grad von Verschiedenartigkeit des Körperbaues erhöht sogar die Vermehrungsziffer (vgl.

Digitized by Google

Darwin, Var. II, Kap. 17), denn Inzucht führt nachweislich sehr bald zu Unfruchtbarkeit, und hermaphroditische Tiere führen als Regel immer Wechselbefruchtung aus. Die Pflanzen scheinen in dieser Beziehung weniger empfindlich zu sein, denn Fälle andauernder Selbstbefruchtung sind nicht selten. Anderseits hat schon Darwin (Var. II, S. 151) gezeigt, daß manche zwitterige Blüten mit dem eignen Pollen steril sind, und ferner sind bei den dimorphen Blüten von Primula veris und den trimorphen von Lytrum salicaria gerade die Keimzellen der verschiedenen Blüten besonders fruchtbar. Geht aber die morphologische Divergenz über ein gewisses Maß hinaus, so leidet die »sexuelle Affinität«. Dieses Übergreifen auf die Kreuzungsfähigkeit kann sich in sehr verschiedener Weise und sehr verschieden rasch vollziehen, am schnellsten natürlich dann, wenn Strukturen oder Teile der Genitalorgane selbst sich morphologisch derartig verändern, daß die Copulation oder die Befruchtung zur Unmöglichkeit wird. Es ist aber zu betonen, daß mit Ausnahme einiger weiter unten zu erwähnender Gruppen die Spaltung in Varietäten und Arten nicht mit der Veränderung der primären Genitalorgane zu beginnen pflegt, sondern an den übrigen Organen des Körpers.

Die sexuelle Isolation kann sich dann nach den folgenden Modi herausbilden.

1. Durch konstitutionelle Schwäche der Bastarde, indem diese geringe Widerstandskraft und Fruchtbarkeit aufweisen. Die Kreuzungen zwischen den beiden Formen, mögen sie Varietäten oder nahverwandte Arten heißen, kommen zwar ohne Schwierigkeit zustande und ergeben auch Nachkommen, aber diese vermögen sich im Kampf ums Dasein nicht zu halten. Zahllose Kreuzungen, die der Mensch bei Tieren und Pflanzen ausgeführt hat, um die ökonomischen Vorteile zweier Formen zu vereinigen, sind aus diesem Grunde resultatlos verlaufen. Dabei scheint, wie das Beispiel des Maultieres und häufige Erfahrungen in zoologischen Gärten beweisen, zuerst am häufigsten nur die Fruchtbarkeit und erst in selteneren Fällen und auf einer späteren Stufe die Körperkraft zu leiden (vgl. die früher, S. 87—90, geschilderten Beispiele, welche die Empfindlichkeit der Keimdrüsen beweisen). In der freien Natur wird es sicherlich ebenso sein. Lang (1904, S. 196) hat gezeigt, daß die Garten- und die Hainschnecke, *Tachea hortensis* und *nemoralis*, in diesem Sinne schon gute Arten sind. Die Bastarde legen wenige Eier, und die Jungen schlüpfen schwer aus und sterben früh ab. Ähnlich verhält es sich vermutlich bei *Corvus cornix* und *corone*, deren Bastarde ja

Digitized by Google

nicht selten sind, sich aber nie zu halten vermögen. Vernon (1903, S. 71 und Philosoph. Transactions 1898B, S. 511) kreuzte die verschiedenen Farbenvarietäten des Seeigels *Sphaerechinus granularis* und fand, daß die gleichfarbigen Individuen untereinander fruchtbarer waren als die ungleichfarbigen. In dem ausgeprägtesten Falle ergaben die Gleichfarbigen durchschnittlich 98,5 % Blastulae und 73 % Larven, während die Ungleichfarbigen 68 % Blastulae und nur 15,6 % Larven lieferten. Bei einer andern Art, *Strongylocentrotus lividus*, waren die Farbenunterschiede weniger ausgesprochen, und es zeigte sich nur eine geringe Differenz in der Fruchtbarkeit. In allen solchen Fällen sind tatsächlich die Varietäten schon voneinander isoliert, trotz der gelegentlichen Kreuzungen. Man kann diese Methode der Formentrennung mit Vernon (1897, S. 181 ff.) als Prinzip der »reproduktiven Divergenz« bezeichnen, darf aber nicht vergessen, daß es gerade am Anfange, wo seine Wirksamkeit am meisten nottut, versagt, weil bekanntlich Kreuzungen etwas entfernt stehender Individuen nicht nachteilig sind, sondern im Gegenteil unleugbare Vorzüge haben können. Das Prinzip darf also nicht übertrieben werden, es leitet den Isolationsprozeß nicht ein, sondern bringt ihn höchstens zum Abschluß. (Vgl. hierzu die Aufsätze von Jordan in Natural Science 11, 1897, S. 317 und 12, 1898, S. 45, welcher das Prinzip aus andern Gründen bekämpft, und Vernons Erwiderung ibid. 11, S. 404 und 12, S. 143.)

2. Die Entwicklung eines Rassegefühls (Aversion to sexual union, Lyell, Darwin; selective association, Wallace; preferential mating, Lloyd Morgan; psychische Selection, Dahl) führt zu gegenseitiger Abneigung der beiden Formen auf Grund von Unterschieden, welche durch die Sinnesorgane wahrgenommen werden.

Darwin hat viele Beispiele dafür erbracht, daß die höheren Tiere oft ausgesprochene Abneigung zur geschlechtlichen Vereinigung mit einem etwas abweichenden Individuum bekunden. Sie besitzen in sehr vielen Fällen ein Rassegefühl, welches bewirkt, daß nur die Angehörigen derselben Varietät sich paaren. Die hohe Bedeutung desselben für die Isolation einer beginnenden, zuerst nur in wenigen Individuen auftretenden Abart liegt auf der Hand. So berichtet er (Var. II, S. 117), daß auf den Falklandsinseln die Rinder sich nach der verschiedenen Färbung zu Herden zusammenfinden, und daß die in den höheren Gebieten lebenden weißen sich 3 Monate früher paaren als die Sorten in den Niederungen. In dem Originalbericht von Humphrey (1813, S. 90) über das Anconschaf findet sich die Angabe: »Es wurde beobachtet, daß die Ancons zusammenhalten

Digitized by Google

und sich vom Rest der Herde separieren, wenn sie mit andern Schafen in dieselbe Hürde gesetzt werden.« Ferner läßt sich in den Gestüten oft beobachten, daß Stuten, obwohl sie rossig sind, trotzdem gewisse Hengste hartnäckig abweisen. Wenn nun schon Haustiere, welche von Jugend an sich an ihre Genossen gewöhnt haben, solche ausgesprochene Neigungen und Abneigungen besitzen, so dürfen wir annehmen, daß sie bei den mehr instinktiv handelnden Tieren in der freien Natur ebenfalls oft vorhanden sind. Diesbezügliche Beobachtungen sind freilich äußerst selten. König (Jahresvers. deutsch. ornithol. Ges. Berlin 1907) hatte auf seiner letzten sechswöchigen Reise nach der Bäreninsel Gelegenheit, viele Hunderte von *Uria troile* und *Uria ringvia* auf dem Neste zu sehen, und zwar durcheinander auf demselben Terrain, wobei sich zeigte, daß diese beiden äußerst nahe stehenden Formen — *ringvia* besitzt einen weißen Augenring, und der Schnabel ist eine Spur länger — nur mit ihresgleichen die Ehe eingehen. Sie werden also offenbar durch ein Rassegefühl vor einer Vermischung bewahrt.

Daß ein solches Rassegefühl auch schon bei wirbellosen Tieren vorkommt, beweist folgende schöne Beobachtung von Standfuss (Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge, 2. Aufl., Jena 1896, S. 107). »Die Männchen der *Callimorpha dominula* L. fanden sich bei zahlreich ausgesetzten, frisch entwickelten Weibchen der var. *persona* Hb. äußerst spärlich ein, während sie in Menge an die gleichzeitig und nicht weit davon ausgesetzten, ebenfalls frisch entwickelten Weibchen von *dominula* anflogen.« Es muß also hier im Duft ein wahrnehmbarer Unterschied zwischen Stammform und Varietät bestehen. In dieser Hinsicht ist folgende Beobachtung von Petersen (1905) von Interesse. Er findet, daß von der Eule (Schmetterling) *Hadena adusta* Esp. in Estland nebeneinander vorkommen: die Stammform, var. *bathensis*, var. *baltica* und var. *septentrionalis*. Mit Ausnahme von *bathensis* haben alle diese Formen im männlichen Geschlecht dieselbe Valva (Genitalklappe) und zeigen untereinander Übergänge; *bathensis* hingegen bildet nie Übergänge und besitzt auch eine anders gestaltete Valva, doch würde eine Copulation vom mechanischen Standpunkt immerhin zwischen *bathensis* und den übrigen Formen möglich sein. Wenn nun trotzdem die Zwischenformen fehlen, so folgert Petersen daraus, daß mit der Valva auch der Duftapparat sich korrelativ verändert haben muß. Dieser Schluß ist gewiß sehr wahrscheinlich, immerhin würde zunächst experimentell zu beweisen sein, daß die Isolierung von *bathensis* nicht auf alternativer (mendelnder) Vererbung beruht.

Digitized by Google

Wie ein solches Rassegefühl entsteht, ist im einzelnen wohl kaum festzustellen. Sicherlich fehlt es häufig einzelnen Individuen, wie die in der Natur beobachteten Wildbastarde beweisen — der im südlichen Schweden ausgesetzte *Lepus europaeus* kreuzt sich z. B. auf freiem Felde mit dem dort heimischen *timidus* — und geht sehr oft in der Gefangenschaft verloren. Bei Vögeln und Säugern kann man annehmen, daß das Bild, die Stimme oder der Geruch der Eltern oder auch der Geschwister des andern Geschlechts sich den jungen Tieren einprägt und durch das Gedächtnis festgehalten wird. Zahlreiche sekundäre Geschlechtsunterschiede finden in diesem Sinne als »Erkennungszeichen« (recognition marks, Wallace) ihre Erklärung. Bei den meisten Tieren ist aber eine solche Erklärung der Entstehung des Rassegefühls nicht zulässig, weil die Jungen ihre Eltern oder Geschwister nie gesehen haben. Wenn dann keine der andern hier genannten Isolationsmittel zu Hilfe kommen, so sind nur folgende zwei Fälle möglich: entweder das Rassegefühl entsteht als blastogener Instinkt mit der morphologischen Verschiedenheit, dann bleibt die Varietät erhalten, oder sie entsteht nicht, dann geht auch die beginnende Divergenz wieder verloren. Die Entwicklung des Rassegefühls ist die conditio sine qua non für letztere und muß daher in der Natur immer mit ihr vorhanden sein. Selbstverständlich hat dies Prinzip nur Bedeutung für Tiere, deren Geschlechter sich gegenseitig aufsuchen, nicht für solche, welche ihre Geschlechtsprodukte einfach in das umgebende Wasser absetzen.

3. Kreuzungsunmöglichkeit aus mechanischen oder chemischen Gründen (Mechanische Selection, Jordan 1896). Die morphologische Divergenz kann sich äußern in veränderter Beschaffenheit der Eier, der Eihüllen, des Spermas, der Copulationsorgane und Klammerapparate (structural isolation, Gulick, 1905, S. 88), so daß eine Befruchtung bzw. Begattung nur zwischen den Angehörigen derselben Rasse möglich ist. Die Entstehung einer Varietät kann ausnahmsweise auch durch Veränderungen in der Gestalt oder der Größe des ganzen Tieres (dimensional isolation, Gulick) verhindert werden, z. B. wenn Zwergformen nur unter sich zu copulieren vermögen oder wenn zwischen den Individuen einer rechtsgedrehten Schnecke linksgewundene Exemplare auftreten. Bantams können z. B. nach einer von Darwin (Var. II, S. 117) zitierten Autorität ruhig mit großen Hühnerrassen zusammengelassen werden, weil sie sich nicht paaren. Beim Decken der Pferde müssen die Größenunterschiede zwischen Stute und Hengst oft künstlich ausgeglichen werden, indem man das kleinere Tier

Digitized by Google

auf eine erhöhte Unterlage stellt, weil sonst der Sprung nicht gelingt.

Mehr wie bei irgend einer andern Klasse beruht bei den Insekten die Spaltung in Varietäten und Arten auf Veränderungen des männlichen Copulationsapparates. Schon Léon Dufour (Annales d. sc. nat. [3] I, 1844, S. 253) erkannte die außerordentliche Vielgestaltigkeit dieser Organe bei den Fliegen und zog sofort daraus den Schluß, daß sie zur Reinerhaltung der Art diene; alle späteren Untersucher, von denen hier nur Escherich (Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1892, S. 225—240), K. Jordan (1896, 1905), Standfuss (Entomol. Zeitschr. des internat. entomol. Vereins 1903) und Petersen (1903 bis 1905) genannt sein mögen, haben sich dieser Ansicht angeschlossen. Diese paarigen oder unpaaren Greifapparate der männlichen Insekten haben eine löffel-, haken-, oder geweihförmige Gestalt, sind stark chitinisiert, an den Enden oft mit Zähnen und Dornen besetzt und greifen bei der Copula in entsprechende Vertiefungen oder Gruben des Weibchens, in die sie hineinpassen wie ein Schlüssel in sein Schloß. Sie sind um so komplizierter gebaut, je einfacher der Penis selbst beschaffen ist. Diese Anhänge pflegen sehr konstant und von Art zu Art deutlich verschieden zu sein. Bei Neuropteren, Pseudoneuropteren, Hymenopteren, Lepidopteren und andern Insekten spielen sie daher in der Systematik eine große Rolle und gestatten oft eine sicherere Unterscheidung von Varietäten und Arten als nach der Farbe der Flügel und nach andern Merkmalen. Jordan, welcher diese Organe bei den Schmetterlingen sehr eingehend untersucht hat, kam 1896 zu dem Schlusse, daß alle *Papilio*-Arten, und vielleicht überhaupt alle Schmetterlingsarten, an den Paarungsorganen zu unterscheiden seien. Neuerdings (1905) hat er zugegeben, daß Ausnahmen vorkommen, indem von 698 Sphingiden-Arten 48 hieran nicht zu unterscheiden waren. — Ganz ähnlich wie bei den Insekten liegen die Verhältnisse bei den Spinnen, von denen Dahl (SB. naturforsch. Freunde, Berlin, 1901, S. 265) schreibt: »Die Copulationsorgane sind oft gerade bei nahverwandten Spinnenarten, wenn diese an demselben Orte leben, so verschieden, daß sie das allerwichtigste, bisweilen sogar das einzige brauchbare Unterscheidungsmerkmal abgeben. Bei nahverwandten Spinnenarten mit ähnlichem Copulationsorgan scheint besonders die große Abneigung die Kreuzung zu verhindern.« Aus mechanischen Gründen vermag von zwei sich nahestehenden Arten die eine die andre zuweilen zu befruchten, während dies umgekehrt nicht möglich ist. Solche Beispiele sind von Tieren und Pflanzen bekannt. Ich erwähne nur, daß nach den Untersuchungen von

Digitized by Google

Pflüger und von Born das Sperma von *Rana fusca* die Eier der andern einheimischen Froscharten befruchtet, weil die Samenfäden einen sehr dünnen und spitzen Kopf haben, welcher leicht in alle Eier eindringt. Umgekehrt wird aber das Ei des braunen Grasfrosches nicht durch Sperma andrer Arten zur Entwicklung gebracht. Da die Geschlechtsorgane sehr oft in hohem Maße korrelativ von andern Organen oder auch von veränderter Lebensweise beeinflußt werden, so kann man annehmen, daß in vielen Fällen die beginnende morphologische Divergenz die »sexuelle Affinität« der Keimstoffe herabsetzt. Auf diese Weise können sowohl Rassen solcher Tiere voneinander isoliert werden, welche copulieren, als auch von solchen, welche ihre Keimzellen in das umgebende Wasser absetzen (Muscheln, Medusen, Echinodermen, Fische). Die Eier der einen Rasse ziehen die Spermafäden der andern dann nicht mehr an, weil der hierzu nötige chemotaktische Reiz fehlt. Oder es kommt vielleicht noch zu einer Befruchtung, aber diese vollzieht sich so mangelhaft, daß nur die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen werden.

Von einigen Forschern ist noch ein andres Prinzip zur Erklärung der Unfruchtbarkeit der Hybriden aufgestellt worden, welches ich nicht für richtig halte:

4. Wallace (1889, S. 173) und Weismann (1902, II. S. 382) nehmen an, daß die natürliche Auslese imstande sei, die Kreuzungssterilität beginnender Arten allmählich zu steigern. Darwin (Var. II. S. 213—215) hat diese Frage eingehend erörtert, sich aber nie mit dem Wallaceschen Gedankengange befreunden können. Bei Pflanzen hält er die Möglichkeit einer solchen Steigerung nicht für ganz ausgeschlossen. Bei Tieren lehnt er sie aus zwei Gründen ab. Erstens sind nahverwandte Arten, die aber in ganz verschiedenen Gegenden leben, häufig untereinander steril, was beweist, daß die Unfruchtbarkeit ohne Vermittlung der Zuchtwahl eingetreten sein muß. Zweitens gibt es Fälle, bei denen die eine Form von der andern befruchtet werden kann, aber nicht umgekehrt; auch hierbei ist Selection ausgeschlossen. Er kommt daher zu dem zweifellos richtigen Schluß, daß die Sterilität zwischen zwei nahverwandten Arten »zufällig während des langsamen Ganges ihrer Umbildung im Zusammenhange mit andern und unbekannten Veränderungen in ihrer Organisation eingetreten ist«. Wallace argumentiert in der folgenden Weise. Er nimmt an, daß wenn zwei Varietäten einer Art sich an etwas verschiedene Lebens-

Digitized by Google

bedingungen angepaßt haben, die Kreuzungsprodukte weniger vollkommen angepaßt wären, obwohl ihre Lebenskraft an sich durch die Kreuzung gesteigert sei (»for the offspring of the crossed unions will be, perhaps, more vigorous on account of the cross, although less perfectly adapted to the conditions of existence than either of the pure breeds«, S. 174). Er schließt daraus: die Zuchtwahl wird diese Hybride nicht aufkommen lassen, wenn sie etwas weniger fruchtbar sind als die reinen Varietäten, so daß schließlich nur diese existieren in einem solchen Gebiete. Sind hingegen in einem andern benachbarten Gebiete die Kreuzungsprodukte ebenso fruchtbar wie die reinen Formen, so wird hier eine vollständige Mischrasse, die aber weniger gut angepaßt ist, entstehen. Treten daher beide Gebiete in Konkurrenz, so wird die Zuchtwahl die letztere vertilgen und damit den unter sich unfruchtbaren Varietäten das Gesamtgebiet eröffnen. Weismann begründet seine Ansicht nicht näher, sondern sagt nur kurz: »denn es ist ein offenbarer Vorteil für jede der beiden auseinander weichenden Variationseinrichtungen, wenn sie möglichst wenig miteinander vermischt werden«. Gegen Wallace läßt sich zunächst sagen, daß auf beiden Gebieten die Bastarde verschwinden müssen, falls sie schlechter angepaßt sind. Der verschiedene Grad ihrer Fruchtbarkeit kann diesen Prozeß beschleunigen oder verlangsamen, aber ihn nicht aufheben, also deshalb wird es nie auf dem einen Gebiet zu einer vollständigen Mischrasse und auf dem andern Gebiet zu zwei scharf gesonderten Varietäten kommen, sondern beide Stellen werden sich im wesentlichen gleich verhalten, d. h. sie werden Jahr für Jahr eine Anzahl Mischlinge bekommen, die über kurz oder lang ausgemerzt werden. Damit wird aber die ganze Argumentation von Wallace hinfällig. Weiter läßt sich noch folgendes gegen sie sagen. In sehr vielen Fällen unterscheiden sich zwei Varietäten nicht durch Anpassungen, sondern durch indifferente Merkmale. Dann kann eine Vereinigung derselben auf einen Bastard diesen nicht benachteiligen. Sind aber wirklich die zwei Varietäten durch verschiedene Anpassungen getrennt, so wird eine Vereinigung derselben dem Bastard häufig nur nützlich sein, er kann dann in zwei Sätteln reiten und je nach Bedarf den einen oder den andern verwerten. Voraussichtlich (siehe S. 360) werden die Bastarde mendeln und sich regelmäßig in F_2 spalten. Ein Nachlassen der Fruchtbarkeit kann aber auf diesem Wege nie entstehen, denn diese ist ganz unabhängig von dem Grade der Nützlichkeit.

Zusammenfassung und Verhältnis der geographischen zur biologisch-sexuellen Isolation. Damit die Trennung in zwei beginnende Arten

Digitized by Google

oder die Abspaltung einer Varietät von der Stammform nicht durch den vielfach verwischenden Einfluß der Kreuzung unmöglich gemacht wird, wirken unter den Organismen verschiedene Isolationsmittel. Sehr häufig findet eine räumliche Trennung statt (geographische Isolation), die sich zuweilen nur auf die Brunstzeit erstreckt (periodische Isolation), wodurch eine Kreuzung unmöglich wird. Auf demselben Wohngebiete finden wir sehr häufig eine alternative (Mendelsche) Vererbung, indem beide Formen sich zwar noch leicht kreuzen und vermehren, aber in ihren Nachkommen stets wieder in die elterlichen Typen zerfallen. Man kann hierin die erste Stufe der Isolation sehen, weil gerade morphologisch sehr nahe stehende Formen diesen Vererbungsmodus zu zeigen pflegen. Wird die morphologische Divergenz größer, so neigen jedoch die Bastarde zur Verschmelzung der elterlichen Eigenschaften. Um diesem verwischenden Einfluß der Kreuzung entgegenzutreten, finden wir in der Natur zwei weitere Isolationswege nebeneinander vor. Es kommt entweder zu einer biologischen Isolation, indem durch veränderte Lebensweise oder durch Verschiebung der Zeit der Geschlechtsreife eine Verschmelzung vermieden wird, oder es bildet sich eine sexuelle Isolation heraus, indem die geschlechtlichen Neigungen sich bei beiden Formen verschieden verhalten (Ausbildung eines Rassegefühls) oder der Bau der Genitalorgane bzw. die sexuelle Affinität der Keimzellen so sehr differieren, daß eine Wechselbefruchtung entweder ganz ausgeschlossen ist oder die Bastarde infolge ihrer Unfruchtbarkeit und Schwäche sich nicht zu halten vermögen. Auf demselben Wohngebiete entsteht in allen diesen Fällen, abgesehen von individuellen Ausnahmen, zuerst die morphologische Divergenz, darauf erst die physiologische Eigenschaft der sexuellen Aversion oder der Kreuzungssterilität, nicht umgekehrt. Bei geographisch getrennten Varietäten und bei solchen Formen desselben Wohngebietes, bei denen die biologische Isolation verbunden ist mit einer gewissen lokalen Trennung, ist Kreuzungssterilität häufig nicht vorhanden. Sie kann fehlen, weil die Reinzucht beider Formen auch ohne sie erfolgt. Die Entstehung der Kreuzungssterilität ist in letzter Linie wohl darauf zurückzuführen, daß die Genitalien sehr leicht korrelativ beeinflußt werden und bei einem Wechsel der Existenzbedingungen sich verändern. Die natürliche Zuchtwahl spielt hierbei keine Rolle. Da selbst nahverwandte Arten durch erbliche Unterschiede voneinander getrennt sind, so müssen alle diese Differenzen schon in den Keimzellen vorbereitet und materiell bedingt sein. Die Eier zweier Arten sind ebenso sehr

Digitized by Google

voneinander verschieden, wie die ausgebildeten Geschöpfe, und sobald diese Divergenz der Keimzellen bei Beginn der Artsonderung einen gewissen Grad erreicht hat, muß sie Sterilität zur Folge haben.

Spielt nun in der Natur eine dieser Isolationsformen für die Entstehung der Arten eine größere Rolle als die andre? Diese Frage ist sehr verschieden beantwortet worden und namentlich wiederholt zugunsten der geographischen Isolation. M. Wagner (1868, 1889) ist mit großer Entschiedenheit für »die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung« eingetreten, worauf ihm Weismann (1872) schlagend nachwies, daß unendlich oft auf demselben Wohngebiete die Spaltung in neue Formen eingetreten sein muß. Neuerdings hat K. Jordan (1905) für die Schmetterlinge denselben Standpunkt wie Wagner eingenommen, weil die für die Speciesdiagnose so außerordentlich wichtigen männlichen Copulationsorgane ungefähr bei der Hälfte aller geographischen Variationen konstante Unterschiede zeigen, während sie bei nichtgeographischen mit einer Ausnahme (*Papilio xuthus*) stets fehlen, mochten von den letzteren irgendwelche individuelle Variationen oder die Saisonformen untersucht werden. Von 276 geographischen Varietäten der Schwärmer waren 131 in diesen Apparaten verschieden, 145 gleich gebaut; bei 66 geographischen Formen der Ambulycinae waren 57 verschieden, bei 54 der Choerocampinae 11 ungleich. Die geographischen Varietäten der Schmetterlinge zerfallen also in drei Gruppen:

a) in vielen Fällen sind Farbe bzw. Zeichnung der Flügel verschieden, die Copulationsorgane sind gleich;

b) in ungefähr ebenso vielen Fällen sind Flügel und Begattungsorgane verschieden;

c) in seltenen Fällen finden sich nur Unterschiede an den Copulationswerkzeugen, die Flügel sind gleich.

Daraus leitet Jordan die folgenden bedeutungsvollen Schlüsse ab:

1. nur aus geographischen Formen der Schmetterlinge entstehen neue Species, denn nur bei diesen treten die bei allen guten Arten beobachteten Unterschiede im Copulationsapparat auf;
2. die individuellen und jahreszeitlichen Variationen spielen in der Evolution keine Rolle;
3. wenn zwei nahverwandte Arten auf demselben Gebiet leben, so sind sie nicht hier entstanden, sondern die ursprünglich getrennten Verbreitungszonen haben sich sekundär vereinigt.

Digitized by Google

Dieser Gegensatz zwischen geographischen und nichtgeographischen Variationen der Schmetterlinge ist sehr interessant und beweist, daß bei diesen Tieren tatsächlich die Verbreitung das entscheidende Moment der Artbildung darstellt. Auf demselben Wohngebiet vermögen die biologische und die sexuelle Isolation nicht aufzukommen oder wenigstens nur höchst selten (vgl. oben S. 408, *Hadena adusta* var. *bathensis*). Der Grund hierfür scheint mir ein doppelter zu sein. Erstens sind die Schmetterlinge leicht bewegliche Geschöpfe, und alle Individuen eines von natürlichen Barrieren umgrenzten Gebietes bilden daher eine Paarungsgemeinschaft. Wenn auch einzelne Exemplare hier und da in ihrer Lebensweise abändern, so können sie sich doch nicht zu einer selbständigen Art weiter entwickeln, weil die sexuelle Isolation nicht eintritt. Derartige Varietäten werden immer durch Übergangsformen mit der Stammart verbunden bleiben, etwa wie die gewöhnliche Nonne (*Liparis monacha*) durch viele Schattierungen in die dunkle var. *eremita* übergeht. Der zweite Grund besteht darin, daß der Copulationsapparat offenbar im allgemeinen viel schwerer durch äußere Faktoren verändert wird wie die Färbung und Zeichnung der Flügel. Daher zeigen die geographischen Varietäten zu etwa 50 % noch keine Umgestaltung des Valvenapparates, sondern sind nur an der verschiedenen Färbung der Flügel kenntlich, obwohl das veränderte Wohngebiet doch zweifellos auf alle Organe neue Reize ausüben wird. So wird es auch verständlich, warum auf demselben Gebiete die leicht reagierende Flügelzeichnung in zwei Saisonformen sich spalten kann, während die Copulationsorgane einheitlich bleiben. Und letzterer Umstand bildet natürlich ein weiteres Hindernis für die sexuelle Isolierung einer beginnenden Art. Trotzdem wird sie unter Umständen eintreten können, z. B., wie Petersen hervorhebt, durch plötzliche Veränderung des Duftapparates, der ja für die Anlockung der Geschlechter von so großer Bedeutung ist.

Was für die Schmetterlinge gilt, mag für viele andre leicht bewegliche Tierklassen ebenfalls zu Recht bestehen. Tatsächlich sehen wir z. B. bei Vögeln und Säugern gut ausgesprochene Varietäten in der Regel auf verschiedene Wohngebiete verteilt und durch geographische Schranken (Flüsse, Gebirge, Meeresarme) gesondert. Vgl. hierzu den Aufsatz von D. S. Jordan, 1905. Zuweilen genügt schon eine periodische geographische Sonderung, denn wir sehen, daß die verschiedenen Heringsrassen in der Nordsee und in den angrenzenden Meeren umherwandern, sich auch zuweilen mischen, aber trotzdem durch ihre getrennten Laichplätze — vielleicht auch durch ein

Digitized by Google

Rassengefühl — verschieden bleiben. Trotzdem gehen Wagner und K. Jordan und D. S. Jordan viel zu weit, wenn sie die Entstehung neuer Arten auf demselben Wohngebiet entweder leugnen oder wenigstens als eine große Seltenheit hinstellen (vgl. S. 401). Eine Erklärung der Coexistenz zweier nahverwandter Arten durch sekundäre Verschmelzung der Wohngebiete verbietet sich in vielen Fällen von selbst, entweder weil dieselben nur auf demselben Gebiet leben, ohne es nach getrennten Richtungen zu überschreiten, so daß von einer Verschmelzungszone nicht die Rede sein kann, oder weil überhaupt die Möglichkeit der Auswanderung von jeher fehlte. Die über 100 *Gammarus*-Species des Baikalsees, die zahlreichen Cladoceren-Arten, welche nach G. O. Sars sich im Kaspisee aus der Gattung *Bythotrephes* entwickelt haben, die über 80 Chromiden des Tanganyikasees haben zeitlebens dasselbe Wohngebiet gehabt, und trotzdem hat die Evolution auf diesen abgeschlossenen Terrains nicht stillgestanden. In früheren Erdperioden war es ebenso, denn im obermiocänen Süßwasserbecken von Steinheim haben sich nachweislich 19 verschiedene Formen des *Planorbis multiformis* aus derselben Stammart entwickelt. Die Botaniker sind vielfach zu denselben Ideen gekommen. Wohl keine Pflanze ist hinsichtlich ihrer Zersplitterung in nahverwandte, aber dennoch erblich konstante und sich nicht kreuzende Formen mehr studiert worden als das Hungerblümchen Erophila verna, und bei ihr fanden Alexis Jordan und Rosen als ein besonders charakteristisches Merkmal die »gesellschaftliche Entstehung« neuer Arten. Dieselbe Ansicht hat ferner Nägeli für Hieracien vertreten, und wenn de Vries (vgl. S. 311) mit seinen Beobachtungen nur irgendwie recht behält, so sprechen sie ebenfalls gegen den Satz von M. Wagner und K. Jordan, daß neue Arten nur auf getrennten Wohngebieten ihren Ursprung nehmen können.

Die eben erwähnten Krebse und Fische sind sehr beweglich, und sie beweisen, daß man nicht den Satz aufstellen darf: Tiere mit hohem Locomotionsvermögen können nur auf Grund räumlicher Sonderung in neue Arten zerfallen. Eine biologische Isolation wird durch gut entwickelte Bewegungsorgane zweifellos erschwert, bleibt aber immerhin möglich, und neue Arten entstehen auch auf einem eng umgrenzten Gebiet, wenn ein intensiver Kampf ums Dasein die Organismen zu immer spezialisierterer Ausnutzung der vorhandenen Lebensbedingungen zwingt.

Digitized by Google

V. Kapitel:

Die Tragweite und die Grenzen der Darwinschen und der Lamarckschen Faktoren.

1. Dreifache Wirkung des Kampfes ums Dasein.

In den vorhergehenden vier Kapiteln glaube ich gezeigt zu haben, daß die Darwinschen Lehren im wesentlichen richtig sind, und daß man mit Unrecht den großen Einfluß, welchen der Kampf ums Dasein und die Selection auf die Bildung der Arten ausgeübt haben, neuerdings herabzusetzen oder gar ganz zu leugnen versucht hat. Ich bin mit Haeckel der Überzeugung, daß die Opposition gegen den Darwinismus in erster Linie zurückzuführen ist auf ungenügende biologische Schulung. Wer immer nur das einzelne tierische Individuum im Auge hat, mag er es nun als totes Objekt zergliedern oder systematisch einreihen oder als Physiologe die chemischen und physikalischen Reaktionen am lebenden Individuum untersuchen, der ist gar nicht imstande, sich von der Vielgestaltigkeit des Kampfes ums Dasein eine richtige Vorstellung zu machen. Es ist sehr charakteristisch, daß unter den Gegnern der Selectionslehre sich so viele Museologen und Paläontologen[1]) befinden, welche immer nur totes Material zu sehen bekommen. Wer durch jahrelange Sammeltätigkeit mit der lebenden Tierwelt vertraut geworden ist, und dabei sich bestrebt hat, das verwickelte Spiel von Kräften, jene komplizierte Kette von Wechselwirkungen zu analysieren, denen das lebende Tier im großen Haushalte der Natur ausgesetzt ist, kurz gesagt, wer biologisch die Wunderwelt der Organismen studiert, der wird zu der Überzeugung gelangen, daß der Darwinismus kein überwundener Standpunkt ist[2]).

[1]) Koken (1902, S. 3) gibt zu, daß »die Selectionslehre, wie sie Darwin geschaffen hat, unter den Paläontologen weniger Vertreter hat«.

[2]) Damit man sieht, daß ich nicht übertreibe und daß den Gegnern des Darwinismus zuweilen tatsächlich jede biologische Erfahrung abgeht, verweise ich auf Wolff (1898, S. 33 ff.), welcher das erste Beispiel herausgreift, an dem Darwin die natürliche Zuchtwahl illustriert, um daran seine merkwürdigen Schlußfolgerungen anzuknüpfen. Darwin hatte gesagt, daß, wenn ein Wolf gezwungen sei, sich von schnellfüßigen Hirschen zu ernähren, alle langsamen Wölfe aussterben müßten und auf diese Weise eine behende Rasse von Wölfen resultieren würde. Man sollte meinen, dies müßte jedem einleuchten. Statt dessen schreibt Wolff folgendes: »Mit demselben Recht, wie die Darwinschen Folgerungen, könnte man z. B. auch folgende ableiten: der langsamere Wolf ist dem schnelleren

Digitized by Google

Nach drei Richtungen wirken insbesondere die Darwinschen Faktoren des Kampfes ums Dasein und der Variabilität.

1. Durch den Geburtenüberschuß wird jede Art gezwungen, sich, aktiv oder passiv, wenn es irgend möglich ist, immer weiter auszubreiten, neues Terrain für sich zu erobern und entweder ihre Lebensweise nach verschiedenen Richtungen abzuändern oder diejenigen Gebiete zum Wohnorte zu wählen, für welche ihre Organisation paßt. So hat der Kampf ums Dasein allmählich von den Kontinenten und vom freien Ozean her die abyssischen Tiefen der Meere bevölkert und seltsame Gestalten (Fig. 56—58) unter den eigenartigen Lebensverhältnissen hervorgezaubert. So hat er Fische und Mollusken aufs Land und Vögel, Insekten und Spinnentiere ins Wasser getrieben und des Lebens Lust und Leid bis in die Wüste, bis zum Firn der Gletscher und zum eisigen Pol getragen. Dies ist seine extensive Wirkung, die sich demnach in doppelter Form vollzieht: entweder die Art gerät auf Grund der eignen Beweglichkeit oder mechanischer Transportmittel (Wind, Strömungen des Wassers) in eine neue Umgebung und wird dadurch verändert, wobei nur diejenigen Individuen erhalten bleiben, welche zufällig nach der zweckmäßigen Seite abändern (= passive Form der extensiven Wirkung), oder die Art variiert spontan, und die Individuen suchen nun einen ihrer veränderten Organisation entsprechenden und noch nicht von einer andern Art voll besetzten Platz im Haushalt der Natur zu erobern (= aktive Form der extensiven Wirkung). Vgl. hierzu Davenport (1903). Beide Formen können Hand in Hand gehen, und in einem speziellen Falle ist es oft unmöglich, zu entscheiden, welche von ihnen den größeren Einfluß ausgeübt hat. Man könnte z. B. annehmen, der Olm sei zufällig in unterirdische Gewässer geraten und habe hier infolge des Lichtmangels seine Augen verloren; anderseits sehen wir, daß der

gegenüber im Vorteil, denn da er häufig vergebens Jagd auf Hirsche machen wird, so zwingt ihn der Hunger, öfter auf die Jagd zu gehen. Diese häufigeren Leibesübungen kräftigen den Körper, so daß er widerstandsfähiger gegen Strapazen und Krankheiten sein wird als der schnelle Wolf, der sich nicht so viel Bewegung zu machen braucht und daher mehr Zeit im verweichlichenden dolce far niente zubringen wird, mithin dem langsameren Wolfe gegenüber weniger Aussichten haben dürfte, am Leben zu bleiben; auf diese Art werden langsame Wölfe gezüchtet. Wer will nun entscheiden, ob dieser oder der Darwinschen Folgerung die größere Berechtigung zukommt?« Ich muß gestehen, eine solche Frage kann man nur aufwerfen, wenn man jeder biologischen und physiologischen Denkweise unfähig ist. Also ein abgehetztes und ausgehungertes Tier soll kräftiger, widerstandsfähiger gegen Strapazen und Krankheiten werden als eins, bei dem Anstrengung und Ruhe in normaler Weise abwechseln! Wer so zu folgern vermag, der sollte lieber nicht über biologische Fragen schreiben.

Digitized by Google

Riesensalamander und andre Verwandte des Olms auffallend kleine Augen haben, obwohl sie nicht unterirdisch leben. Der Olm hatte also vielleicht aus inneren konstitutionellen Gründen eine Tendenz zur Rückbildung des Auges und suchte deshalb dunkle Plätze auf, weil er hier unbelästigt blieb. Ist die Möglichkeit zur Ausbreitung nicht vorhanden und sind gleichzeitig die Existenzbedingungen günstig, so daß eine sehr große Zahl von Individuen entsteht, so zwingt der Kampf ums Dasein diese zur biologischen Isolation, d. h. zu einer nach allen möglichen Richtungen abgeänderten Lebensweise, was eine entsprechende Zersplitterung in nahestehende Arten zur Folge hat. So erklären sich die (nach Dybowski) 115 *Gammarus*-Species des Baikalsees und die zahlreichen Chromiden des Tanganyikasees.

2. übt der Kampf ums Dasein bei gleichbleibenden Lebensverhältnissen eine konservative Wirkung aus, indem er alle krankhaften oder minderwertigen Individuen größtenteils ausmerzt und den Rest auf derjenigen Höhe der Anpassung erhält, welche von den jeweiligen Existenzbedingungen gefordert wird. Dadurch kann unter Umständen die Selection dem phyletischen Fortschritt entgegentreten, also hemmend auf die Evolution einwirken. Bei den Vögeln eilen z. B. die Männchen in der Differenzierung voran, und die Weibchen folgen ihnen. Bei Arten, welche offen brüten, zwingt aber die Selection die Weibchen an dem einfachen schützenden Jugendkleid mehr oder weniger festzuhalten. Die Ausmerzung der krankhaften Individuen wird häufig bezeichnet als dezimierende Selection. Dieser Ausdruck ist nicht klar und wird deshalb besser vermieden, denn jede Auslese »dezimiert«, d. h. verringert den Bestand an Individuen.

3. wirkt der Kampf ums Dasein selectiv, züchtend, indem er von den neu auftretenden Variationen einige erhält, den Strom des organischen Lebens in bestimmte Bahnen leitet (Orthoselection) und langsam den Grad der Anpassungen vervollkommnet. Der Kampf ums Dasein hat also eine prospektive Bedeutung, d. h. er wirkt bestimmend auf die Qualität der späteren Generationen ein, indem ganze Reihen von Individuen ausgemerzt und ihre Beziehungen zu der lebenden Umgebung und ihre Vererbungstendenzen für alle Zeiten aus der organischen Welt entfernt werden. Die Vervollkommnung der Anpassungen führt in der Regel zu einer Zunahme der Komplikation (vgl. Einwand IV S. 56), und insofern erklärt der Darwinismus ungezwungen die Evolution der Organismen von einfachen Formen zu immer höher stehenden. In einzelnen Fällen kann aber auch, wie bei Parasiten, die Veränderung der Anpassungen zu einer Ver-

Digitized by Google

einfachung der Organisation führen, oder sie führt gleichzeitig in der Quantität der Elemente zu einer Reduktion, in der Qualität derselben zu einer Komplikation (Beispiel: die Zahl der Kopfknochen und der Zähne ist bei niederen Wirbeltieren sehr groß, wird aber allmählich geringer, während die Teile selbst komplizierter werden). Wichtig ist ferner, daß durch die Zuchtwahl stets nur die Art als solche, aber nicht immer das einzelne Individuum gefördert wird. So stirbt die Drohne gleich nach dem Hochzeitsfluge an der durch das Abbrechen des Penis verursachten Verletzung, und die Sporocysten der Trematoden und die Weibchen von *Filaria* und *Ichthyonema* können ihre Brut nur dadurch absetzen, daß sie platzen und hierbei den Tod finden. Auch hängt in vielen Fällen die Lebensdauer davon ab, ob die Eltern für die Aufzucht der Jungen noch nötig sind oder nicht. Die neu erscheinenden Variationen werden in erster Linie durch einen Wechsel der äußeren Verhältnisse bzw. der Lebensweise hervorgerufen, indem diese Faktoren entweder direkt das Keimplasma verändern oder auf dem Umwege über das Soma auf dieses einwirken. Der durch die geschlechtliche Fortpflanzung veranlaßten Permutation der Anlagen im Keimplasma kann nach dieser Richtung wohl nur eine sehr geringe Bedeutung zukommen, da sie wohl einige neue Kombinationen, aber schwerlich ganz neue Qualitäten wird erzeugen können.

Nach diesen drei Richtungen wirken der Kampf ums Dasein und die Selection positiv, d. h. sie schaffen Zustände, welche ohne ihr Vorhandensein nicht sich ergeben würden, und nichts ist daher unrichtiger, als diese Faktoren als rein negative zu bezeichnen (vgl. S. 34). Wie groß ihr Einfluß freilich ist oder, mit andern Worten, wie groß das Konto der minderwertigen Variationen im Verhältnis zu den guten ist, läßt sich nicht im allgemeinen, sondern höchstens annähernd für einen speziellen Fall entscheiden. Gäbe es eine primäre absolute Zweckmäßigkeit, eine den Organismen immanente Fähigkeit, unter veränderten Bedingungen immer nur nach der nützlichen Seite abzuändern, so wäre eine Selection überflüssig. Aber eine solche existiert nicht; die zahllosen indifferenten oder unvollkommenen Einrichtungen, die rudimentären Organe, die Krankheiten und die exzessiven Bildungen, welche große Tierfamilien zum Aussterben brachten, beweisen dies.

Da diese ganze Arbeit von der Bedeutung und Tragweite des Selectionsprinzips handelt, so begnüge ich mich damit, hier am Schlusse noch einige allgemeine Fragen über den Begriff der Anpassung, die Ursachen der organischen Zweckmäßigkeit und über die Grenzen der natürlichen Zuchtwahl und der Lamarckschen Faktoren zu erörtern.

Digitized by Google

2. Der Begriff der Anpassung und die sogenannte primäre Zweckmäßigkeit.

Das Wort »Anpassung« wird im doppelten Sinne gebraucht; erstens und gewöhnlich zur Bezeichnung eines fertigen Zustandes, einer Einrichtung, welche, um mit den Worten von Roux (1895, I, S. 157; 1905, S. 77) zu reden, die »Dauerfähigkeit«[1]) der betreffenden Art erhöht, also der Erhaltung des Lebens eines Individuums oder seiner Nachkommen dienlich ist. Zweitens zur Bezeichnung eines Vorganges, als Substantiv von »sich anpassen«, um den Erwerb einer nützlichen Einrichtung anzudeuten (z. B. Vergrößerung eines Muskels durch Gebrauch, Erwerb eines dichteren Haarkleides beim Einwandern in ein kaltes Gebiet). Um beide Begriffe scharf zu trennen, was in vielen Fällen wünschenswert ist, spricht Detto (1904) im ersteren Sinne von »Ökologismus«[2]), im letzteren von »Ökogenese«. Mit dieser doppelten Bedeutung des Wortes hängt zusammen, daß jede Anpassung zwei Eigenschaften besitzen muß; sie muß erstens nützlich sein, und zweitens muß sie nicht von vornherein gegeben, sondern sie muß geworden sein. Wie Spengel (1898, S. 19) ganz richtig betont, ist jede Anpassung etwas Gewordenes, ein allmählich oder vielleicht zuweilen auch plötzlich entstandener Zustand. Wir können daher definieren: eine Anpassung (Ökologismus) ist eine nicht von Anfang an vorhandene, sondern im Laufe der Stammesgeschichte entstandene, lebenfördernde Einrichtung. Die Ökologismen (Anpassungen) werden von Detto weiter eingeteilt in monotrope (stationäre, stabile), wenn sie immer nur in einer Richtung funktionieren (z. B. eine Lunge als Atmungsorgan, ein Dionaeablatt als Fangapparat für Insekten durch Zusammenschlagen seiner Flächen) und in polytrope (variable), wenn die Funktion sich nach verschiedenen Richtungen hin äußern kann (z. B. kann die Blattanlage von Ranunculus aquatilis je nach der Um-

---

[1]) Der Ausdruck »Dauerfähigkeit« ist zu allgemein und sollte durch »Lebensfähigkeit« ersetzt werden. Wenn ein Stein dadurch dauerhafter wird, daß seine Oberfläche verwittert, und die Verwitterungskruste die atmosphärischen Einflüsse fernhält, so liegt hierin keine »Anpassung«. Wie schon S. 11 gezeigt wurde, kann man nur bei Organismen von Anpassungen sprechen, nicht aber bei anorganischen Körpern, denn bei diesen kann nicht irgend ein Zustand an sich höher bewertet werden als ein andrer. Das Wort Anpassung involviert aber stets eine Wertbeurteilung.

[2]) Das Wort ist gebildet in Anlehnung an Haeckels (1866) Terminus »Ökologie« (Beziehungen der Organismen zur Außenwelt).

Digitized by Google

gebung zum zerschlitzten Wasserblatt oder zum gewöhnlichen Laubblatt auswachsen, die Chromatophoren des Chamäleons und der Seezunge können eine helle oder eine dunkle Farbe hervorrufen, der Schnabel des Papageis dient zum Fressen und zum Klettern). Besonders auffallende Fälle polytroper Anpassungen werden von manchen Forschern als »Regulationen« oder »Accommodationen« bezeichnet. Die Unterscheidung in monotrope und polytrope Anpassungen ist brauchbar, obwohl sie sich nicht scharf durchführen läßt, denn streng genommen ist jeder Ökologismus polytrop und läßt verschiedene Variationen und Phasen seiner Wirkungsweise erkennen. Das Auge dient nur zum Sehen und ist in dieser Hinsicht monotrop, durch das Accommodationsvermögen der Linse beim Sehen in der Nähe und durch das Sehen in der Ferne wird es polytrop; der Muskel kontrahiert sich und dehnt sich wieder aus. Hinsichtlich der Unterscheidung von aktiven und passiven Anpassungen siehe S. 21.

Eine andre Definition des Begriffs der Anpassung wird von Haeckel vertreten. Dieser Forscher verwendet seit 1866 in allen seinen Schriften das Wort Anpassung im Sinne von Variation. Jede Veränderung, mag sie nützlich, indifferent oder schädlich sein, ist für ihn eine »Anpassung«, und sogar Monstra und rudimentäre Organe werden als Anpassungen bezeichnet. Diese Auffassung ist natürlich, wie schon viele Forscher (siehe z. B. Nägeli [1884, S. 277], Roux [l. c. S. 158], Driesch [1893, S. 147, Anm.], Spengel [1898, S. 10]) gezeigt haben, irrig. Eine »Anpassung« kann nur etwas sein, was »paßt«. Von einer schädlichen Anpassung zu sprechen, ist eine contradictio in adjecto. Variation (Veränderung) ist der allgemeine Begriff, Anpassung (= nützliche Veränderung) ist der spezielle Begriff. Die Unterscheidung beider ist von der höchsten Bedeutung für die Abstammungslehre, weil diese zu erklären hat, wie aus der großen Masse der Variationen die Anpassungen hervorgehen. Identifiziert man beide Ausdrücke, so verstößt man erstens gegen das Sprachgefühl und erschwert zweitens das Verständnis. Der Laie wird mit Recht fragen: wenn jede Abänderung eine Anpassung, also im üblichen Sinne etwas Nützliches ist, was bleibt dann noch der Zuchtwahl zu tun übrig?

Beschränken wir also den Begriff der Anpassung auf solche Einrichtungen (Strukturen und Organe), welche lebenerhaltend oder, wie man gewöhnlich sagt, zweckmäßig sind und als historisch entstanden angesehen werden müssen, so ergibt sich die weitere Frage nach dem Umfange dieses Begriffes. Was fällt unter diesen Begriff und was nicht? Da möchte ich zunächst betonen, daß der

Digitized by Google

Begriff nicht allein morphologisch, sondern auch physiologisch aufgefaßt werden muß, ja daß die letztere Seite stets die entscheidende ist: eine Schutzfarbe, ein Auge, ein Muskel gelten nur wegen ihrer nützlichen Wirkungsweise als Anpassungen, nicht etwa wegen ihrer komplizierten Strukturverhältnisse. Daher können nicht als Anpassungen gelten 1) alle Bildungen, deren Funktion oder Bedeutung unbekannt sind; 2) alle indifferenten und 3) alle unzweckmäßigen Bildungen; 4) alle elementaren Lebenseigenschaften. Hinsichtlich der letzteren stimme ich daher nicht mit Wolff (1898, S. 61, 62) überein, welcher schreibt: »Überhaupt wird jeder bei einigem Nachdenken leicht erkennen, daß alle Lebenserscheinungen weiter gar nichts sind als Anpassungserscheinungen, d. h. Erscheinungen jener ganz eigenartigen Wechselbeziehung zwischen Organismus und Außenwelt, die uns als organische Zweckmäßigkeit erscheint.« Wie schon hervorgehoben wurde, ist jede fertige Anpassung etwas Gewordenes, ein allmählich entstandener Zustand. Die allen Lebewesen gemeinsamen Grundeigenschaften und Fähigkeiten der Assimilation, des Wachstums, der Reizbarkeit, der Contractilität, der Atmung und Fortpflanzung sind gewiß nützlich in dem Sinne, als ohne sie das Leben sich überhaupt nicht erhalten könnte, und man hat sie daher zusammengefaßt unter dem Begriff der »primären Zweckmäßigkeit« (Wolff), aber wir müssen vorderhand annehmen, daß sie entstanden mit dem Moment, als das erste belebte Protoplasma sich bildete. Ohne diese Qualitäten ist ein Organismus überhaupt nicht denkbar. Wird der Begriff »Anpassung« daher beschränkt auf die sekundären Erwerbungen der Organismen, und zwar nur auf die nützlichen, so müssen die primären Eigenschaften der Lebesubstanz von ihm ausgeschlossen werden. Diese elementaren Fähigkeiten werden jedoch von Anfang an variabel gewesen sein, und daher konnten sie durch die Zuchtwahl nach Intensität und Beschaffenheit vervollkommnet werden und in ihrer speziellen Form einen adaptiven Charakter annehmen. Die Frage nach dem Ursprunge der primären organischen Fähigkeiten ist gewiß von allerhöchstem Interesse, jedoch glaube ich nicht, daß sie sich gegenwärtig nur annähernd lösen läßt, da sie zusammenfällt mit der Frage nach der Entstehung des Organischen aus dem Anorganischen, also mit dem Problem der Urzeugung. Jensen (1907, S. 206) sucht eine Erklärung zu geben, indem er im Anschluß an Fechner (1873) hervorhebt, daß die anorganischen wie die organischen Prozesse eine »Tendenz zur Stationarität« besäßen. »Anpassung im Sinne von »Angepaßtsein« deckt sich ungefähr mit dem physikalischen Begriff der »Stationarität«, wie der Vorgang der »direkten

Digitized by Google

Anpassung« gleichbedeutend ist mit Stationärwerden. Das Angepaßte ist aber eo ipso »selbsterhaltungsfähig« und »zweckmäßig«. Es ist demnach verständlich, daß die Organismen schon von ihrem Ursprung an zweckmäßige Eigenschaften, also eine »primäre Zweckmäßigkeit« besaßen.« In diesen Worten liegt nur der Schein einer Erklärung. Stationär ist ein schlechter Ausdruck für dauerhaft. Es ist selbstverständlich, daß alles, was sich erhält, dauerhaft ist. Wir wünschen aber zu erfahren, unter welchen Bedingungen eine Substanz entstehen konnte, welche beständig zerfällt und doch beständig sich wieder aufbaut, also höchste Stabilität und höchste Labilität vereinigt. Hierin liegt das bis jetzt ungelöste Problem der primären Zweckmäßigkeit.

Etwas weiter führen uns schon die Gedanken von Holmes (1904), welche man bezeichnen könnte als die Theorie der korrelativ-mutualistischen Abhängigkeit aller Teile eines Organismus. Sie nimmt an, daß alle Organe und Organelemente sich gegenseitig beeinflussen und voneinander abhängen, und daß deshalb nie ein Teil extrem auswachsen kann ohne die Nachbarelemente und damit sich selbst zu schädigen. Fragt man nun aber, wie es kommt, daß alle Teile gerade den richtigen Einfluß aufeinander ausüben, so wird man doch wieder zum Selectionsprinzip recurrieren und annehmen müssen, daß immer nur solche Individuen erhalten bleiben, bei denen zufällig diese Wechselbeziehungen zum Wohle des Ganzen ausschlugen.

Man kann verschiedener Meinung darüber sein, ob eine Reihe nützlicher Eigenschaften der Lebewesen Anpassungen, also sekundär erworben, oder primären Ursprunges sind. In der auf S. 13 ff. gegebenen Übersicht über die verschiedenen Formen der organischen Zweckmäßigkeit befinden sich die Kategorien der reflexiven Zweckmäßigkeit (z. B. Lust-, Unlust-, Hunger-, Durstgefühl), der sanativen Zweckmäßigkeit (z. B. Fähigkeit der Gewöhnung an schädliche Agentia, Regenerationsvermögen) und der funktionellen Zweckmäßigkeit (trophische Reizbarkeit). Es mag sein, daß ein großer Teil der hierhin gehörigen Einrichtungen primären Ursprunges ist, daß z. B. schon die erste Amöbe trophisch reizbare Protoplasmateilchen und die Fähigkeit besaß, leichte Störungen zu überwinden oder sich an sie zu gewöhnen. Selbst der einfachste Organismus ist mehr als eine Maschine, er besitzt einen Erhaltungstrieb, welcher ihn zwingt, unangenehme Reize zu meiden. Die Kräfte wirken in ihm nicht nach einer genau vorgeschriebenen Richtung, wie in einer Dampfmaschine, welche bei Überhitzung platzt, sondern sie besitzen einen gewissen Spielraum und können zuweilen auch einmal in umgekehrter, abnormer Weise sich äußern. Ein solcher in »Selbstregulationen« (Roux) sich äußernder

Digitized by Google

Erhaltungstrieb läßt sich wohl nur verstehen als Ausfluß eines angeborenen Lust- bzw. Unlustgefühls, also eines psychischen Faktors. Aber selbst wenn wir von vornherein geneigt sind, die Grenzen der Elementareigenschaften eher zu weit als zu eng zu ziehen, so ist doch sicher, daß die spezielle Form, welche diese Eigenschaften bei den verschiedenen Organismen angenommen haben, nur auf dem Wege langsamer Vervollkommnung und in sehr vielen Fällen nur durch Variabilität und Zuchtwahl erreicht worden sein kann. Das Regenerationsvermögen z. B. beruht sicherlich auf der primären Fähigkeit des Wachstums. Daß es sich aber in so unendlicher Mannigfaltigkeit äußert und vornehmlich den leicht verletzlichen, äußeren Organen zukommt, das ist, wie Weismann (1899) gezeigt hat und wie ich auch heute noch gegen Morgan (1907) annehmen möchte, nur durch den regulierenden Einfluß der Selection zu erklären[1]).

Endlich verdient noch folgendes hervorgehoben zu werden. Der Ausdruck »primäre Zweckmäßigkeit« ist nicht einwandfrei, weil er leicht mit der irrigen Anschauung einer immanenten Zweckmäßigkeit verbunden werden kann, also mit der Vorstellung, daß jeder Organismus in einer Notlage immer nach der nützlichen Seite hin sich verändert, denn in diesem Sinne ist er von Wolff — meines Wissens zuerst — gebraucht worden. Ich werde im folgenden Abschnitt zeigen, wie verkehrt eine solche Annahme wäre. Es sei aber schon hier daran erinnert, daß die elementaren Lebenseigenschaften sehr oft zu unzweckmäßigen Bildungen führen, denn alle Mißbildungen, Hypertrophien und Hemmungsbildungen beruhen natürlich ebenso sehr auf ihnen, wie die normalen Organisationsverhältnisse. Auch die Fähigkeit, sich an neue Existenzverhältnisse zu gewöhnen, führt oft genug zu einem schädlichen Endresultat. Hätten die Vorfahren der *Alca impennis* sich nicht an das Wasserleben gewöhnt, so hätten sie ihr Flugvermögen nicht eingebüßt und wären voraussichtlich nicht ausgestorben. Ebenso führt die Regeneration sehr oft zu unzweckmäßigen Bildungen[2]). Die primäre Zweckmäßigkeit darf daher nicht

---

[1]) In dem soeben erschienenen trefflichen Handbuch der Regenerationserscheinungen gelangt Korschelt (1907, S. 62) zu demselben Resultat. Er meint: wenn auch die Regeneration wegen ihrer weiten Verbreitung unter den Organismen als eine Fundamentalerscheinung betrachtet werden kann, »so wird man doch immerhin annehmen dürfen, daß diese Eigenschaft innerhalb gewisser Entwicklungsreihen durch Anpassung und Auslese eine Verstärkung und bessere Ausbildung erfahren hat.« Dieselbe Ansicht vertritt Holmes (1904, S. 302).

[2]) Hinsichtlich unzweckmäßiger Regenerationen vgl. S. 443. Die dort gegebenen Beispiele beweisen schlagend, wie sehr Driesch im Irrtum ist, wenn er glaubt, der Darwinismus werde durch die Tatsachen der Regeneration widerlegt.

Digitized by Google

mit immanenter Zielstrebigkeit verwechselt werden, denn die elementaren Lebenseigenschaften bedürfen stets einer höheren Kontrolle durch die Selection, um zu zweckmäßigen Strukturen zu führen. Daher ist es besser den Ausdruck »primäre Zweckmäßigkeit« ganz zu vermeiden und nur von »primären oder elementaren Lebenseigenschaften« zu sprechen.

3. Direkte und indirekte Anpassungen. Der Gegensatz zwischen Lamarckismus und Darwinismus.

Eine besondere Besprechung erheischt der Unterschied zwischen direkten und indirekten Anpassungen, auf den ich oben (S. 159) schon kurz hingewiesen habe, weil sich hierin ein Hauptgegensatz zwischen lamarckistischer und darwinistischer Denkweise ausprägt. Daß ein Organismus unter normalen Bedingungen zweckmäßig reagiert, erscheint selbstverständlich, weil eben seine Anpassungen auf diese bestimmten Lebensverhältnisse zugeschnitten sind. Wie verhält sich aber ein Organismus, wenn er in ganz neue Bedingungen gerät, die derartig sind, daß sich weder seine Vorfahren noch er selbst je unter ihnen befunden haben können? Es wird dann eine neue zweckmäßige Reaktion (Anpassung) auftreten müssen, falls der Organismus nicht zugrunde gehen soll. Die Lamarckisten behaupten nun, daß in solchen Situationen die neue Anpassung direkt, ohne Mithilfe der Selection erfolgt, indem alle oder wenigstens fast alle Individuen gleich, und zwar in zweckmäßiger Weise sich verändern, während nach der Meinung der Darwinisten die Individuen sich ungleich verhalten, indem meist nur ein kleiner Bruchteil zweckmäßig reagiert und unter den veränderten Verhältnissen am Leben bleibt, während die Mehrzahl zugrunde geht. Die Anpassung ist in letzterem Falle indirekt unter Mitwirkung der Selection zustande gekommen. Der Gegensatz der Anschauungen ist also ein numerischer, demnach nur ein äußerlicher, aber nicht ein prinzipieller; er ist auch kein absoluter, denn es wird wohl jeder Lamarckist zugeben, daß stets einzelne Individuen die zweckmäßige Reaktion vermissen lassen, wenn die Hauptmasse sie aufweist. Beide Heerlager unter den theoretischen Biologen würden sich gewiß weniger scharf bekämpfen, wenn ihnen das eben Gesagte immer klar vor Augen stünde.

Die aufgeworfene Frage behandelt die Entstehung neuer Anpassungen, also das Problem der Öcogenese. Daher ist es unbedingt nötig, den zur Beobachtung dienenden Organismus in eine ganz neue

Digitized by Google

Situation zu bringen, die so eigenartig ist, daß man nicht annehmen kann, daß das betreffende Geschöpf oder seine Vorfahren sich je in derselben oder in einer sehr ähnlichen, im Effekt gleichen Notlage befunden haben. Keine Anpassung funktioniert immer nach einem und demselben Schema, sondern jede ist in ihrer Wirkungsweise etwas variabel und in der Regel auf eine Summe ähnlicher Reize abgestimmt. Ein *Triton*-Bein wird regeneriert, wobei es gleichgültig ist, ob die Extremität durch einen Biß eines Fisches, durch Anstich mittels einer heißen Nadel oder durch einen Scherenschnitt entfernt wurde. Die künstliche Amputation kann daher nicht als neue Situation gelten; desgleichen nicht, wenn die Schlafbewegungen bei einer Akazie ausgelöst werden, indem man sie zuerst von elektrischem Licht bescheinen läßt, ehe die Verdunkelung eintritt. Den Tritonen werden ebenso wie den Karpfen die Augen nicht selten von Blutegeln ausgefressen, und daher ist Driesch (1905, S. 159) im Irrtum, wenn er glaubt, das Wolffsche Experiment der Linsenexstirpation betreffe ein Organ, das nie im Laufe seiner Vorgeschichte entfernt worden sei. Ferner kommt es in der freien Natur gewiß oft genug vor, daß auf frühen Stadien die 2 oder 4 Furchungszellen durch den Wellenschlag auseinander gerissen wurden, was die Entwicklungsmechaniker künstlich durch Schütteln oder sonstige mechanische Abtrennung erreichen. Vgl. hierzu den interessanten Aufsatz von Welch (1897), welcher ausführt, daß zahlreiche pathologische Anpassungen auf physiologischen Eigenschaften beruhen, welche während des normalen Lebens gebraucht werden: das Aufhören der Placentarernährung bedingt z. B. ähnliche Änderungen in der Circulation, wie bei der Amputation eines Gliedes. Es ist durchaus nicht leicht, einen total neuen Reiz einmal oder wiederholt auf ein Tier oder eine Pflanze auszuüben, der vertragen wird, so daß das Resultat des Experiments nicht der Tod ist, sondern eine direkte Anpassung. Jeder Organismus hat eine große Anzahl von Fähigkeiten geerbt, die er unter normalen Verhältnissen gar nicht oder nur selten braucht, die daher sehr leicht den Eindruck einer direkten Anpassung an eine neue Situation vortäuschen können. Wie Detto (1904, Kap. IV) überzeugend ausgeführt hat, lassen sich die meisten Fälle, welche als direkte Anpassungen bis jetzt gedeutet worden sind, auf eine der folgenden Kategorien von ererbten Fähigkeiten zurückführen und verlieren damit ihre Beweiskraft.

1. auf polytrope Anpassungen (siehe S. 421), also auf die Gabe, unter verschiedenen Bedingungen mit demselben Organ ver-

Digitized by Google

schieden zu reagieren. Dabei bleibt es zunächst unentschieden, ob diese Regulationsfähigkeit ursprünglich mit oder ohne Selection erworben wurde. Zu den schon erwähnten Beispielen füge ich hinzu, daß nach POULTON gewisse Raupen auf einem frühen Stadium sehr empfindlich sind für die Farben, welche sich in ihrer nächsten Umgebung befinden: auf schwarzbrauner Rinde werden sie fast schwarz, auf hellbrauner braun und zwischen grünen Blättern grün. Die einmal angenommene Farbe erhält sich dauernd. Es ist sehr gut möglich, daß diese drei Entwicklungsmöglichkeiten zunächst unabhängig voneinander von drei Rassen auf dem Wege der Selection erworben wurden und dann später durch geschlechtlichte Mischung derselben sich vereinigten, gerade so wie ein Hühnerzüchter die guten Eigenschaften mehrerer Rassen kombinieren kann. Vermutlich liegt die Sache ebenso bei den Oscillarien, welche nach den Versuchen von ENGELMANN (1902) und GAIDUKOV (1902, 1906) die Komplementärfarbe zur Farbe des auffallenden Lichtes annehmen; in rotem Licht werden sie grün, in gelbbraunem blaugrün, in grünem rötlich und in blauem braungelb. Sie erhalten also stets diejenige Farbe, welche unter den gegebenen Verhältnissen am besten zur Photosynthese geeignet ist. Bedenkt man, daß diese niedrigen Algen eine uralte Geschichte hinter sich haben und sicherlich während derselben unter den verschiedensten Bedingungen gelebt haben müssen, so ist diese polytrope Anpassungsfähigkeit nicht wunderbarer, als daß das Ei der Biene zu drei verschiedenen Formen werden kann.

2. lassen sich manche Fälle von angeblicher direkter Anpassung zurückführen auf ererbte funktionelle oder sanative (vgl. S. 19) Anpassungsfähigkeit. Das Knochengewebe besitzt bekanntlich die Gabe, seine Bälkchen nach den Richtungen des stärksten Druckes oder Zuges anzuordnen. Wenn sich diese Zweckmäßigkeit auch bei schief zusammengewachsenen Knochen äußert, so braucht man hierin keine direkte Anpassung zu sehen, denn sie tritt nur dann ein, wenn auf das verheilende Gewebe nach bestimmten Richtungen hin ein Druck oder Zug ausgeübt wird. Die phyletische Entstehung des Knochens aus dem Knorpel war zweifellos ein Prozeß, welcher viele Generationen erforderte, und während dieser Zeit konnte die Personalselection sehr wohl jene Materialersparnis bewirken; denn Tiere mit leichten spongiösen Knochen mußten sehr im Vorteil sein gegenüber solchen mit schweren kompakten Skeletelementen (vgl. S. 246). Die auf diese Weise angezüchtete erbliche Fähigkeit äußert sich jetzt auch bei der Heilung von Knochenbrüchen. — Wenn der Mensch

Digitized by Google

und gewisse Säugetiere aus der Ebene in große Gebirgshöhen versetzt werden, so findet eine rapide Vermehrung der roten Blutkörperchen statt, wodurch in der dünnen Luft die Atmung erleichtert wird. Es wäre unrichtig, hierin eine direkte Anpassung im obigen Sinne zu sehen, denn dieser Accommodationsmechanismus war schon vorher vorhanden, da auch in der Ebene die Säugetiere auf Sauerstoffmangel mit einer Vermehrung der Erythrocyten reagieren. — Babák (Biol. Cbl. 23, 1903) machte interessante Studien über die Länge des Darmes bei verschiedener Nahrung. Er fand, daß, wenn Kaulquappen in der Gefangenschaft mit Pflanzenkost aufgezogen werden, ihr Darm die siebenfache, bei Fleischkost die viereinhalbfache Körperlänge erreicht. Diese Reaktion ist gewiß zweckmäßig, aber sie bestätigt nur die bekannte Tatsache, daß das gröbere Pflanzenmaterial einen stärkeren Reiz ausübt und dadurch das intensivere Wachstum veranlaßt, eine Reaktionsweise, die dem Tier natürlich schon vor dem Versuche zukam.

3. kann die scheinbar direkte Anpassung eine Hemmungs- oder eine Rückschlagserscheinung sein, wofür ich nach Detto die folgenden Beispiele zitiere. Die Hydrophyten und die zufällig im Wasser oder in sehr feuchter Umgebung aufwachsenden Individuen von Landpflanzen zeigen häufig gewisse Übereinstimmungen, wie geringe Ausbildung der Palisadenschicht, der Cuticula und der Behaarung, der Stomata, centripetale Verschiebung der Gefäßbündel u. a. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Entwicklungshemmungen, indem jene Bildungen ein gewisses Maß von Trockenheit nötig haben zu ihrer vollen Entfaltung. Als eine Rückschlagserscheinung ist es anzusehen, wenn Wasserpflanzen (Hottonia, Myriophyllum) an den aus dem Wasser emporragenden Blättern oder Blatteilen Stomata erhalten, da doch die Vorfahren zweifellos Landpflanzen waren. Der Bergsalamander (*Salamandra atra*) ist lebendig gebärend, und die langen Kiemenfäden der zwei im Uterus befindlichen Jungen dienen zum Aufsaugen einer aus zerfallenen Eiern gebildeten Nährflüssigkeit. Kammerer (1904) fand im Anschluß an ähnliche frühere Versuche, daß wenn die Jungen herausgenommen und ins Wasser gesetzt werden, diese intrauterinen Kiemen sich wieder an die Wasseratmung gewöhnen, indem sie ein derberes Epithel erhalten und andre Veränderungen erleiden. Oder diese Kiemen werden abgeworfen und durch ganz neue, normal aussehende ersetzt. In allen diesen Fällen zeigt der Organismus keine neue Anpassung, sondern wandelt auf erblich fixierten Bahnen, indem er latente Anlagen benutzt.

Digitized by Google

4. lassen sich die sogenannten direkten Anpassungen vielfach zurückführen auf die angeborene »Variationsbreite« (Detto)[1]), womit gesagt sein soll, daß jeder Organismus eine ganze Anzahl von Eigenschaften und Reaktionsweisen besitzt, welche unter den aktuellen Lebensbedingungen nicht von Nutzen sind, dagegen bei veränderter Umgebung sich von höchstem Nutzen erweisen können. Ich habe schon früher (S. 95) solche Beispiele angeführt und hervorgehoben, daß Merkmale auf diesem Wege plötzlich selectionswertig werden können. Die Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben uns mit einer großen Zahl von »Tropismen« bei niederen Tieren bekannt gemacht und gezeigt, daß diese in außerordentlich vielen Fällen auf Licht, Temperatur, chemische, elektrische und andre Reize in ganz bestimmter Weise reflectorisch antworten, und daß die so ausgelösten Bewegungen oder Instinkthandlungen sehr oft nützlich, in vielen Fällen aber auch gleichgültig oder schädlich sind. Die Arbeiten von Loeb und von Jennings (zusammengefaßt 1906) haben nach dieser Richtung sehr viel Aufklärung gebracht. So scheint z. B. der positive Heliotropismus von *Spirographis spallanzanii* und von Serpuliden, ferner derjenige der im Holz fressenden Raupe des Weidenbohrers (*Cossus ligniperda*) und gewisser im Schlamm lebender Krebse (*Cuma rathkei*) gegenwärtig keine biologische Bedeutung zu haben. Jeder Vogel schwimmt an sich auf dem Wasser, aber nur wenige Familien haben diese Gabe verwertet und sind zu Wasservögeln geworden. Schimper hat gezeigt, daß die Halophyten schwimmfähige, die Epiphyten flugfähige Samen besitzen, und daß sie dieser Eigenschaft ihre Verbreitung und Lebensweise verdanken; ihre nichthalophilen und nichtepiphytischen Verwandten verfügen ebenfalls schon über sie, wenngleich in geringerem Maße. Auf Grund solcher, wie Darwin sagte, »zufällig nützlicher« Eigenschaften stehen jeder Art ein viel größeres Wohngebiet und weit mehr Möglichkeiten der Lebensführung zu Gebote, als tatsächlich an ihr beobachtet werden. Wenn daher

[1]) Detto spricht von »potentieller Variationsbreite«. Dieser Ausdruck scheint mir nicht richtig zu sein, denn man muß hierunter alle überhaupt möglichen Veränderungen verstehen. Es ist klar, daß keine Variation eintreten kann, die nicht der Potenz nach gegeben ist. Die angeborene Variationsbreite umfaßt nur einen Teil der überhaupt möglichen Abänderungen, nämlich nur diejenigen, welche die Art im Laufe ihrer phyletischen Entwicklung erworben hat und zurzeit noch besitzt. Gerät der Organismus unter ganz neue Bedingungen, so reagiert er entweder so wie früher unter ähnlichen Bedingungen auf Grund dieser angeborenen Variationsbreite — z. B. fliegt die Motte auch gegen das elektrische Licht — oder es erfolgt eine ganz neue Reaktion, von der dann zu entscheiden ist, ob sie als »direkte Anpassung« gelten kann oder nicht.

Digitized by Google

Bakterien und Schimmelpilze auch auf veränderten Nährböden gedeihen und Rostpilze und andre Parasiten auf ganz neue Wirte überwandern, so zeigt sich darin nicht die Fähigkeit zu direkter Anpassung, also zur sofortigen Schaffung einer ganz neuen Accommodation, sondern es wurden die in der Konstitution des Organismus begründeten Grenzen der Anpassungsbreite zufällig nicht überschritten. Besonders die aktiven Organe sind häufig imstande, sich an neue Situationen anzupassen, indem sie die Art ihrer Bewegungen etwas ändern. Die Tiere werden dabei geleitet von ihrem Erhaltungstrieb, d. h. von der Fähigkeit zwischen angenehmen und unangenehmen Zuständen unterscheiden zu können. Sie bewegen das betreffende Organ so lange hin und her und probieren alle Möglichkeiten aus, bis das Gefühl der Unbehaglichkeit beseitigt ist, ohne aber dabei eine ganz neue Art der Bewegung auszuführen. Ich erinnere an die Versuche von Preyer (über die Bewegungen der Seesterne, Mitt. Zool. Stat. Neapel 1886, VII), welcher Seesterne mit fünf Nadeln in den Armwinkeln auf der Unterlage festklemmte. Sie probierten durch alle möglichen Bewegungen sich aus dieser Zwangslage zu befreien, bis es ihnen in vielen Fällen nach ein- oder mehrstündigen Bemühungen gelang, sämtliche Arme zwischen dieselben zwei Nadeln hindurchzuschieben. Preyer stellte ferner fest — und seine Angaben sind von Glaser (Movement and problem solving in *Ophiura brevispina*, Journ. experim. Zoology. IV, 1907) bestätigt worden —, daß ein Schlangenstern, dessen Arm von einem Stück Gummischlauch umhüllt worden ist, ihn auf die verschiedenste Weise zu entfernen weiß: durch Reibung am Boden, durch Schleuderbewegung des Armes, durch Herausziehen des Armes, indem die andern Arme den Schlauch festhalten, durch Abstreifen mit Hilfe der Nachbararme, endlich durch Selbstamputation. Wenn man einem Weberknecht (*Phalangium*) nach und nach die Beine ausreißt bis auf drei, sogar bis auf zwei derselben Seite, so bleibt das Tier trotzdem noch etwas bewegungsfähig, indem es die Beine so setzt, daß sie den Körper einigermaßen tragen. Roux (Verh. anat. Ges. 1902, Suppl. Anat. Anzeiger) berichtet über eine Dogge, welche ohne Vorderbeine geboren wurde, und über einen Foxterrier, dem diese künstlich bald nach der Geburt entfernt wurden. Die Tiere lernten sich durch känguruhartiges Hüpfen fortzubewegen, was zur Folge hatte, daß die Tibia größer wurde als der Femur. Hofer (Allgem. Fischereizeitg. 1904, S. 31) beobachtete drei Exemplare und Schiemenz (Ber. nat. Freunde Berlin 1897, 16. Nov.) eins von Karpfen, welche infolge von Verletzungen ein verwachsenes Maul bekommen hatten, trotzdem aber

Digitized by Google

über 2 Jahre alt wurden, indem sie durch die Kiemendeckelbewegungen und durch Saugen Nahrung durch die Kiemenspalten hindurch aufzunehmen wußten. In allen diesen Fällen befand sich der Organismus in einer ganz neuen und eigenartigen Notlage und wurde ihr auch gerecht. Trotzdem wäre es unrichtig, hierin Beweise von direkter Anpassung zu sehen, denn die Tiere bedienten sich keiner neuen Mittel, sondern sie verwerteten nur die altererbten.

Die Lehre von der »direkten Anpassungsfähigkeit« der Organismen ist seit Lamarck von vielen Naturforschern, namentlich von Botanikern, vertreten worden, aber ohne daß sie, abgesehen von Darwin und Detto, klar erkannt hätten, daß man von direkter Anpassung nur dann sprechen kann, wenn bei allen Individuen eine neue (nicht ererbte) nützliche Reaktion als Antwort auf ganz neue Lebensbedingungen erfolgt. Ich nenne hier nur Eimer, Romanes, Lloyd Morgan, Th. Morgan, Cunningham, Osborn, Henslow, Nägeli, Warming, Schwendener, Wolff, Vernon und die ganze Schule der Vitalisten. Warming (1896, S. 378) behandelt diese Frage meines Erachtens nicht mit genügender Kritik, wenn er in seinem sonst so vortrefflichen Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie von der Annahme ausgeht, »daß die Pflanzen eine besondere, angeborene Kraft oder Fähigkeit besitzen, sich an die gegebenen neuen Verhältnisse direkt anzupassen, d. h. auf eine für das Leben nützliche Weise in Übereinstimmung mit den neuen äußeren Lebensbedingungen zu variieren . . . (Selbstregulierung oder direkte Anpassung)« und wenn er behauptet: »die direkte Anpassung ist sicherlich einer der mächtigsten Entwicklungsfaktoren der organischen Welt«. Sehen wir uns die von Warming zitierten Beispiele an, so ist darunter nicht eins, welches außerhalb des Rahmens der angeborenen Variationsbreite läge, und sie sind daher zur Entscheidung der Frage überhaupt nicht geeignet. In jüngster Zeit ist noch ein andrer verdienstvoller Botaniker, R. v. Wettstein (1903), für »direkte Anpassungen« bei Pflanzen eingetreten, aber auch dieser ist in der Wahl seiner Beispiele nicht kritisch[1]). Wenn z. B. vicariierende Arten (S. 14) in benachbarten Arealen voneinander etwas abweichen, so liegt es zwar sehr nahe, die geringen Unterschiede als direkte

[1]) Dasselbe gilt für die soeben erschienene Arbeit von Holtermann (1907, Schlußkapitel, S. 208—241). Werden gewisse Pflanzen der Mangroveregion in gewöhnlichen, nichtsalzigen Boden verpflanzt, so verlieren die Blätter die Schutzanpassungen gegen zu starke Verdunstung, welche sie an der Meeresküste nötig haben, damit das Wasser nicht schneller abgegeben wird als es durch die Wurzeln aufgenommen werden kann. Rhizophora mucronata erhält statt der

Digitized by Google

Bewirkungen anzusehen, aber deshalb brauchen sie noch nicht Anpassungen, d. h. nützliche Einrichtungen zu sein. Dasselbe gilt für die Unterschiede nahverwandter Arten, je nachdem sie auf Kalkboden oder Kieselboden gewachsen sind (S. 16). Ebensowenig beweisend sind die Convergenzerscheinungen, vielmehr sprechen gerade diese sehr für Selection, denn man kann nicht annehmen, daß z. B. die Lichtfülle und der Sandboden der Wüste auf Organismen der verschiedenartigsten Konstitution (Löwen, Vögel, Eidechsen, Heuschrecken) direkt in der gleichen Weise eingewirkt und ihnen dieselbe schützende Färbung verliehen haben. Wenn nach Pasteur das Hühnercholera-Bacterium unter dem Einflusse von Sauerstoffzutritt seine Virulenz einbüßt, so vermag ich hierin keine Anpassung zu sehen (S. 18), und wenn Hefepilze durch hohe Temperaturen ihre Sporenbildung verlieren, so ist dies eher eine schädliche Veränderung. Die Schübelerschen Experimente beweisen ebenfalls keine Fähigkeit der direkten Anpassung, denn wenn Getreidesamen, die von Niederungspflanzen stammen, im Gebirge ausgesät werden, so werden nur solche Körner keimen, die auf Grund ihrer Konstitution für die neuen Verhältnisse geeignet sind, die übrigen gehen zugrunde, ebenso wie von 500 Seepferdchen, die von Rovigno nach dem Berliner Aquarium gesandt werden, vielleicht nur 150 längere Zeit am Leben bleiben. Wettstein braucht also, ähnlich wie Haeckel, den Begriff der direkten Anpassung in viel zu weitem Sinne, während man nur dann von einer solchen sprechen kann, wenn durch direkte Bewirkung eine zweifellos nützliche Einrichtung geschaffen worden ist. Damit wird auch seine Schlußfolgerung hinfällig, »daß durch unermeßliche Zeiträume fortwirkende direkte Anpassung die allmählich steigende Organisationshöhe bewirkte«. Die von ihm erwähnten Beispiele beweisen nur den verändernden Einfluß, welchen neue Existenzbedingungen ausüben, aber nicht die Entstehung nützlicher Einrichtungen, zumal nicht solcher von komplizierter Natur, wie etwa die Flugeinrichtungen vieler Samen und die Anpassungen der Blüten an Insekten.

Auf der andern Seite stehen die strengen Selectionisten, welche die Möglichkeit einer direkten Anpassung rundweg bestreiten. So schreibt z. B. Spengel (1898, S. 16): »Offenbar kann die Entstehung der Fettschicht oder der Wegfall des Haarkleides der Walfische ebensowenig

---

dicken Cuticula eine sehr dünne, und die eingesenkten Spaltöffnungen rücken an die Oberfläche. Da die Vegetation des Strandes zweifellos von der des Binnenlandes abstammt, so handelt es sich hier um eine atavistische Reaktion, aber nicht um eine direkte Anpassung. Holtermann hat das eigentliche Problem gar nicht erfaßt.

Digitized by Google

durch die Einwirkung des Meerwassers auf diese Teile hervorgerufen werden, wie durch Übung ... Es ist gerade der neueren Forschung durch Anwendung systematisch angestellter Versuche gelungen, manche durchaus beständige und zum Teil recht komplizierte Wirkungen äußerer Einflüsse nachzuweisen. Ja, ich nehme durchaus keinen Anstand, zuzugeben, daß viele Eigenschaften an Tieren und Pflanzen immer und ausnahmlos nur auf solche Weise entstehen. Bleiben gewisse Einwirkungen während der Entwicklung eines Tieres aus oder werden sie durch andre ersetzt, so muß die Folge davon sein, daß das betreffende Individuum in gewissen Eigenschaften von andern seiner Art abweicht. Aber Anpassungen kommen auf solche Weise nicht zustande. Dies anzunehmen haben wir keinen Anhalt.« Weismann (1902, II, S. 221) spricht sich ganz ähnlich aus: »Abänderungen sind noch keine Anpassungen, diese letzteren aber können niemals bloß durch direkte Wirkung auf das Keimplasma zustande kommen. Welcher direkte Einfluß auf das Keimplasma wäre wohl imstande, die Hinterbeine eines Säugers lang und stark, zugleich aber die Vorderbeine desselben kurz und schwach zu machen? Offenbar weder stärkere noch schwächere Ernährung, weder höhere noch niedere Temperatur — kurz kein direkter Einfluß, weil jeder das ganze Keimplasma trifft, also unmöglich zwei homologe Determinantengruppen in entgegengesetzter Weise beeinflussen kann. Dies wird, so scheint mir, nur dadurch möglich, daß die günstigen zufälligen Keimesvariationen der Hinterbeine und der Vorderbeine durch Amphimixis in ein Individuum zusammengetragen werden.« Diese Beweisführung ist keineswegs überzeugend. Wenn durch intermittierende Kälte eine bestimmte Gruppe von Schmetterlingsschuppen verändert wird, während andre »homologe« nicht abändern, so kann auch ein äußerer Reiz Vorder- und Hinterbeine divergent beeinflussen. Am nächsten liegt natürlich in einem solchen Falle die Annahme, daß die direkte Wirkung verschiedenartigen Gebrauches die Ursache ist.

Endlich sei hier noch auf Detto (1904) hingewiesen, welcher in seiner ausgezeichneten Arbeit das Problem zuerst gründlich und klar behandelt hat und zu dem Schlusse gelangt, daß eine Fähigkeit zu direkter Anpassung nicht vorhanden ist. Wo der Anschein einer solchen vorliegt, hat die »potentielle Variationsbreite« dafür gesorgt, daß die mit zwingender Notwendigkeit kausalmechanisch erfolgende Reaktion auf den Reiz zufällig nach der zweckmäßigen Seite erfolgte.

Mein eigner Standpunkt deckt sich im wesentlichen mit dem Dettoschen, und trotzdem möchte ich ihn anders ausdrücken. Ich

Digitized by Google

gebe die Möglichkeit einer direkten Anpassung zu, weil es wahrscheinlich ist, daß in manchen Fällen

1. alle Individuen der betreffenden Art, wenn sie in eine ganz neue Situation gelangen, im wesentlichen gleich reagieren, d. h. die individuellen Unterschiede der Reaktion fallen für das Verhältnis zum Kampf ums Dasein nicht ins Gewicht;
2. die Art der Reaktion völlig neu ist, also nicht in den Rahmen der ererbten Variationen hineinfällt, mag sie nun als morphologische Neubildung oder als physiologische Funktionsänderung (Produktion eines neuen oder veränderten Secretes, einer neuen Bewegungsweise u. dgl.) sich äußern;
3. die Reaktion zufällig nach der nützlichen Seite ausschlägt.

Sind diese drei Bedingungen erfüllt, so liegt nach unsrer Begriffsbestimmung eine direkte Anpassung vor. Aber es muß betont werden, daß solche direkten Anpassungen zweifellos nur sehr selten auftreten, und daß in der überwiegenden Mehrzahl die Anpassung auf indirektem Wege unter Mithilfe der Selection erfolgt, denn die Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter, der zoologischen Gärten und der Entwicklungsphysiologen beweisen immer und immer wieder, daß sehr viele Versuchsobjekte eingehen, wenn man einen tiefgreifenden Wechsel in der Ernährung oder in den äußeren Bedingungen (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit usw.) vornimmt. Begnügt man sich aber mit einer geringen Modifikation der gewohnten Existenzverhältnisse, so tritt überhaupt keine neue Variation ein, sondern der Organismus benutzt die Reserven seiner während einer langen phyletischen Vergangenheit erworbenen Variationsbreite. Wenn von der zoologischen Station in Rovigno Meerestiere aller Art in großen Blechtrommeln nach dem Berliner Aquarium gesandt werden, so kommt ein großer Teil tot an, und viele andre sterben in den ersten Tagen unter den neuen Verhältnissen des künstlichen Seewassers und der künstlichen Luftzufuhr. Von Hunderten von Actinien bleiben nur wenige am Leben, aber diese halten sich dann oft viele Monate. Es sind die zufällig in ihrer Organisation und Lebenskraft begünstigten Individuen. Ich weiß kein wirklich sicheres Beispiel von direkter Anpassung zu nennen, obwohl ich mich redlich danach umgesehen habe. Stets wird die Anpassung an neue und erheblich andre Existenzbedingungen durch ein großes Verlustkonto erkauft. Ich hielt früher die Versuche von Bonnier für beweisend, welcher zeigte, daß, wenn man gewisse Pflanzen der Ebene halbiert und die eine Hälfte in den Alpen kultiviert, diese in kurzer Zeit

Digitized by Google

den bekannten zweckmäßigen Bau der Hochgebirgspflanzen annimmt. »Die Blätter sind kleiner, dicker, fester und dichter in ihrem Bau, ärmer an Luft und reicher an Chorophyll, dunkelgrün. Sie zerlegen in derselben Zeit viel mehr Kohlensäure als die entsprechenden, in der Ebene gewachsenen Teile. Sie sind dem herrlichen Licht und dem kurzen Sommer der Alpen genau angepaßt« (zitiert nach DE VRIES 1901, S. 102). Neuerdings sind mir aber Zweifel gekommen, ob nicht in diesem Falle, wie bei der Höhenanpassung der Säuger (siehe oben), nur Reaktionen ausgelöst werden, die zuweilen auch in der Ebene vorkommen. Wenn ich trotzdem die Möglichkeit der direkten Anpassung zugebe, so geschieht es, weil nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit die kausalmechanisch bedingten Variationen ab und zu auch einmal nützlich sein werden. Geht eine Raupe auf eine andre Futterpflanze über und erhält dadurch eine etwas andre Färbung, so kann dies eine indifferente Veränderung, eine Verschlechterung oder Verbesserung bedeuten. Die Chancen für die letztere Möglichkeit sind wohl meist geringer als für die beiden andern, aber bei einer großen Zahl von Fällen muß der Zufall auch ab und zu im günstigen Sinne entscheiden. Ebenso kann die Flughaut der Flugbeutler, des *Galeopithecus* usw., durch direkten, korrelativ von den Armen ausgehenden Reiz entstanden sein, da diese beim Springen stets gespreizt werden. Bei den Walen kann das Wasser direkt die Haut und das subcutane Bindegewebe affiziert und Haarverust und Fettschicht bewirkt haben. Denselben Standpunkt hat in dieser schwierigen Frage DARWIN eingenommen; er gibt die Möglichkeit der direkten Anpassung zu, meint aber, die größere Wahrscheinlichkeit spreche für die Mitwirkung der Zuchtwahl. Ich zitiere folgende charakteristische Stelle aus Var. II, S. 474: »Es ist z. B. möglich, daß die Füße unsrer Wasserhunde und jener amerikanischen Hunde, welche viel auf Schnee zu laufen haben, zum Teil dadurch mit Bindehäuten versehen worden sind, daß beständig ein Reiz auf ihre Zehen gewirkt hat, der sie ausgespreizt hat. Es ist aber viel wahrscheinlicher, daß die Bindehaut wie die Membran zwischen den Zehen gewisser Tauben spontan auftrat und später dadurch vergrößert wurde, daß die besten Schwimmer und die besten Schneeläufer viele Generationen hindurch erhalten worden sind. Ein Züchter, welcher die Größe seiner Bantams oder Burzeltauben zu verringern wünscht, wird nie daran denken, sie hungern zu lassen, sondern würde die kleinsten Individuen auswählen, welche spontan auftreten. Es werden zuweilen Säugetiere ohne Haare geboren, und es sind haarlose Rassen gebildet worden; aber es ist kein Grund zur Annahme vorhanden, daß dies durch

Digitized by Google

ein heißes Klima verursacht wurde. Innerhalb der Wendekreise bewirkt die Wärme, daß die Schafe ihre Vließe verlieren, und auf der andern Seite wirkt Feuchtigkeit und Kälte als ein direkter Reiz auf das Wachstum der Haare. Es ist indes möglich, daß diese Veränderung nur ein weiter getriebener Fall des regelmäßigen jährlichen Haarwechsels sein mag; und wer möchte zu entscheiden wagen, inwieweit dieser jährliche Wechsel oder der dicke Pelz arktischer Tiere, oder wie ich hinzufüge, deren weiße Farbe von der direkten Wirkung eines strengen Klimas und wie weit von der Erhaltung der am besten geschützten Individuen während einer langen Reihe von Generationen abhängt.«

Wenn ich demnach mit Darwin die Möglichkeit direkter Anpassungen zugebe, so muß ich doch besonders betonen, daß auf diesem Wege nie komplizierte Anpassungen entstehen konnten, weil hierzu eine ganze Kette zweckmäßiger Variationen gehört (vgl. S. 65 ff.). Ferner sei noch bemerkt, daß, wenn für die direkten Anpassungen die Selection als ursächliches Moment auch nicht in Betracht kommt, sie trotzdem als beschleunigendes Mittel eine Rolle spielt. Denn wenn eine Art abändert nach einer nützlichen Richtung, so wird es unter den zahlreichen Individuen stets einige geben, welche nur unvollkommen diese Variation besitzen und daher im Intraspezialkampf unterliegen. Als der *Birgus latro* ans Land ging, um sich der abgefallenen Kokosnüsse zu bemächtigen, trockneten die Kiemen ein, und das Blut breitete sich über denselben an der Innenfläche der Mantelhöhle aus und führte so zu einer Art Lungenatmung. Man kann hierin eine direkte Anpassung an die neue Lebensweise sehen, und wenn diese rasch zum Gemeingut der Art wurde, so wird hierbei die Selection insofern mitgewirkt haben, als sie alle Exemplare ausmerzte, welche jene Anpassung nur unvollkommen erwarben.

4. Die verschiedenen Versuche zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit.

Die Wunderwelt der Anpassungen hat den Menschen immer wieder so sehr mit Staunen erfüllt, daß die Frage nach ihren Entstehungsursachen sich mit elementarer Gewalt aufdrängte und nach Antwort heischte. Diese Erklärungsversuche sind sehr verschieden ausgefallen, da sie außerordentlich abhängen von der philosophischen Schulung und den naturwissenschaftlichen Kenntnissen des betreffenden Forschers. Ich unterscheide vier Kategorien, deren Gegensätze

Digitized by Google

im folgenden geschildert werden sollen, nämlich den theologischen, den vitalistischen, den lamarckistischen und den selectionistischen Erklärungsversuch. Von diesen sind meines Erachtens die ersten beiden bei dem gegenwärtigen Stande der Naturwissenschaften völlig unhaltbar, während der lamarckistische zum Teil, der selectionistische in vollem Umfange berechtigt ist.

A. Die theologische Erklärung.

Sie sieht in den Anpassungen den Beweis für die Liebe und Güte des Schöpfers, welcher alle Organismen auf das zweckmäßigste eingerichtet hat. Die Naturwissenschaft kann eine solche Erklärung nicht annehmen, denn sie rechnet nur mit den jederzeit nachweisbaren und unsrer Beobachtung zugängigen Naturkräften und den aus ihnen sich logisch ergebenden Schlüssen; sie muß daher jede metaphysische Spekulation auf das schärfste zurückweisen, d. h. alle solche Schlüsse meiden, die ganz losgelöst sind von jeglicher Erfahrung. Dazu kommt weiter, daß die theologische Naturphilosophie, wenigstens in ihrer Hauptform, dem Theismus, nicht auf die Annahme willkürlicher Eingriffe des Schöpfers in das Weltgeschehen verzichten kann, während die Naturwissenschaften auf der Grundanschauung beruhen, daß die Naturgesetze undurchbrechbar sind, daß also »Wunder« überhaupt nicht eintreten können (vgl. hierzu Plate, 1907, gegen Wasmann), denn diese Gesetze sind nicht der Materie wie ein wechselbares Kleid übergeworfen und ihr sekundär aufgeprägt, sondern sie sind nur der Ausdruck der Beziehungen, welche die Stoffe je nach ihrer Zusammensetzung und ihrer Quantität aufeinander ausüben müssen. Dagegen verwickelt sich der Naturforscher nicht in Widersprüche, wenn er an ein höchstes geistiges Prinzip (Gott) als den letzten, nicht weiter analysierbaren Urgrund alles Seins glaubt, welcher Kraft und Stoff bzw. die Naturgesetze planmäßig so eingerichtet hat, daß sich die Welt harmonisch weiter entwickeln muß. In dieser deistischen Auffassung liegt, wie mir scheint, die einzige Möglichkeit einer Aussöhnung zwischen Mechanismus und Theologie. Gott hat, wie man zu sagen pflegt, die Weltuhr zweckmäßig eingerichtet und aufgezogen, und jetzt geht sie ihren Gang, ohne daß der Uhrmacher weiter einzugreifen braucht. Selbstverständlich ist ein solcher Glaubenssatz selbst metaphysischen Inhalts und liegt daher außerhalb der exakten Naturwissenschaft.

Digitized by Google

B. Die vitalistische Erklärung.

Die Vitalisten, als deren moderne Hauptvertreter Driesch, Reinke, E. von Hartmann, v. Bunge, G. Wolff, K. C. Schneider, Pauly, Francé, A. Wagner, Cossmann hier genannt sein mögen, suchen die Anpassungen aus einer den Organismen innewohnenden Zielstrebigkeit zu erklären, über deren Entstehung und Natur die Meinungen freilich erheblich differieren. Hand in Hand geht damit die Anschauung, daß ein fundamentaler Gegensatz die belebte und die tote Körperwelt trennt. Der Vitalismus ist keine einheitliche, in sich geschlossene Weltanschauung, sondern unter seiner Flagge scharen sich alle diejenigen, welchen die kausalmechanische Naturauffassung und die Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit aus der Variabilität und dem Selectionsprinzip nicht genügt. Der Vitalismus will, wie einer seiner Vertreter sich kürzlich äußerte: »alle mehr in die Tiefe dringenden, nach neuen Prinzipien tastenden Bestrebungen zusammenfassen«. Hiergegen ist an sich gewiß nichts einzuwenden. Obwohl ich entschiedener Antivitalist bin und nicht glaube, daß die neue Richtung unsre Naturerkenntnis bis jetzt gefördert hat, ist sie doch insofern mit Freuden zu begrüßen, als sie die großen Probleme des Lebens in den Vordergrund des Interesses gerückt hat. Sind neue Resultate und Wege des Verständnisses dabei bis jetzt nicht gezeitigt worden, so ergibt sich um so mehr die Notwendigkeit, am Selectionsprinzip so lange festzuhalten, bis eine tiefere Einsicht uns eventuell auch über dieses erhebt. Eine ausführliche Darstellung des Vitalismus soll hier nicht gegeben werden, doch darf ich nicht auf eine Kritik der Hauptsätze verzichten. Sie lassen sich in der folgenden Weise zusammenfassen. Die Vitalisten behaupten:

I. Ein Organismus läßt sich nicht restlos durch Chemie und Physik erklären, weder gegenwärtig noch in Zukunft; daraus folgt die Notwendigkeit eines neuen, nichtmechanischen Erklärungsprinzips.

II. Es besteht ein absoluter Gegensatz zwischen der toten und der belebten Körperwelt; in jener herrscht nur Kausalität, in dieser Kausalität und eine besondere Gesetzlichkeit.

III. Die Eigengesetzlichkeit äußert sich darin, daß jeder organische Prozeß final (teleologisch) verläuft, d. h. von immanenter Zweckmäßigkeit beherrscht wird.

Digitized by Google

IV. Als Ursache dieser Finalität wird angesehen, sofern die Vitalisten nicht auf die Lösung des Problems verzichten, entweder:

a) ein psychischer Faktor von Pauly, Schneider u. a. = Psychovitalismus; oder:

b) ein metaphysischer Faktor von Driesch, Reinke, v. Hartmann = Transcendental-Vitalismus.

Ad I. Die erste dieser vitalistischen Thesen deckt sich zum Teil mit den Ansichten der Mechanisten. Kein Naturforscher wird ernstlich behaupten, daß es gegenwärtig möglich sei, auch nur den einfachsten Lebensprozeß, etwa die Bildung einer Cuticula oder des Speichels, vollständig auf chemische oder physikalische Gesetze zurückzuführen, und selbst der enragierteste Optimist aus dem antivitalistischen Heerlager wird wohl kaum annehmen, daß in absehbarer Zeit auch die psychischen Phänomene mechanisch erklärbar sein werden. Die Gründe hierfür liegen auf der Hand: Chemie und Physik sind selbst zurzeit noch unvollkommene Wissenschaften und reichen daher nicht aus zum vollen Verständnis des Kompliziertesten, was die Natur geschaffen hat, der Lebewesen. Der ganze Streit zwischen Mechanismus und Vitalismus ist, von diesem Standpunkte aus betrachtet, überflüssig, da von beiden Seiten ein Wechsel auf die Zukunft präsentiert wird, und niemand voraussehen kann, in welche Tiefen des Verständnisses uns Physik und Chemie nach Tausenden von Jahren weiterer Forschung führen werden. Die Mechanisten leugnen aber die Notwendigkeit eines neuen, nichtmechanischen Erklärungsprinzips, und die sich teilweise schroff widersprechenden Behauptungen der Vitalisten können sie in dieser Auffassung nur bestärken. Sie sagen mit Recht, wir finden überall im Organismus chemische und physikalische Prozesse, und jeder Lebensvorgang, der uns einigermaßen verständlich geworden ist, hat sich uns nur dadurch erschlossen, daß er sich chemisch-physikalisch analysieren ließ. Jede tiefere Einsicht in organisches Geschehen beruht also auf diesen beiden Grundwissenschaften, und wo sie nicht angewandt werden, beschränkt sich die Biologie auf rein äußerliche Beschreibung. Daher haben wir keinen Grund, diese erprobte Forschungsmethode irgendwie zu ändern. Die psychischen Erscheinungen bieten keine Möglichkeit, um zu einem tieferen Verständnis der Organismen vorzudringen, obwohl es sicher ist, daß in ihnen der wesentlichste Unterschied und Gegensatz zwischen der belebten und der toten Körperwelt zum Ausdruck kommt. Jeder

Digitized by Google

lebende Organismus empfindet, während die tote Materie diese Fähigkeit nicht besitzt. Aber selbst die Äußerungen unsrer eignen Psyche, die uns doch besser bekannt sind als die irgend eines andern Lebewesens, sind uns in der Art ihrer Entstehung völlig rätselhaft und daher ganz ungeeignet, die Ursachen irgendwelcher andrer organischer Erscheinungen unsres Leibes, etwa des Wachstums oder der Drüsenabsonderung, aufzudecken; und von der Psyche der Tiere und Pflanzen wissen wir noch viel weniger, so daß psychologische Erklärungen für diese erst recht nicht in Betracht kommen.

Ad II. Nach der zweiten These der Vitalisten besteht ein absoluter, unüberbrückbarer Gegensatz zwischen der anorganischen und der organischen Welt darin, daß jene von einer Gesetzlichkeit, der kausalen, diese von zwei Gesetzlichkeiten, der Kausalität und der Finalität, beherrscht werden, und zwar derart, daß beide sich nicht etwa gegenseitig beeinflussen und wie beim Parallelogramm der Kräfte zu einer Resultante vereinigen, sondern beide laufen ungestört nebeneinander her. Es ist klar, daß dann zwischen beiden eine »prästabilierte Harmonie« herrschen muß, womit wir bei einem metaphysischen Element angelangt wären. Die mechanische Kausalität besagt, daß unter bestimmten Bedingungen eine bestimmte Änderung *A* stets eine bestimmte Änderung *B* hervorruft. Alles Geschehen ist demnach eindeutig, der vorhergehende Zustand, die Ursache, bedingt den nachfolgenden, die Wirkung. Die teleologische Finalität besagt, daß unter bestimmten Bedingungen die Ursache *A* sehr verschiedene Wirkungen haben kann, nämlich *B* oder *C* oder *D* . . . usw., und daß diejenige Wirkung erfolgt, welche unter den jeweiligen Umständen die zweckmäßigste ist. Das teleologische Geschehen ist demnach vieldeutig; die Wirkung hängt nicht allein von der Vergangenheit ab, sondern auch von der Zukunft, denn es besteht die Möglichkeit einer Wahl, und nur diejenige Wirkung tritt ein, welche Erfolg verspricht. Es ist einleuchtend, daß die Autonomie, die Besonderheit der Organismen, wenn sie überhaupt existiert, nicht darin bestehen kann, daß die Lebewesen gleichzeitig von Kausalität und Finalität regiert werden, denn ein Geschehen kann nicht in demselben Moment eindeutig und vieldeutig sein. Einstweilen haben wir aber keinen Grund, anzunehmen, daß ein teleologisches Prinzip die Lebewelt beherrscht, denn wir sehen ceteris paribus auf den gleichen Reiz immer die gleiche Reaktion folgen, ganz gleichgültig, ob sie zweckmäßig oder unzweckmäßig ist. Eine Ente verliert zur Mauserzeit plötzlich ihre Schwungfedern und wird flugunfähig, einerlei, ob sie Gelegenheit hat, sich zwischen Röhricht zu verstecken, oder ob sie auf

Digitized by Google

offenen Gewässern lebt. Ebenso ist es in allen andern Fällen. Ein Organismus hat nie die Möglichkeit der Wahl, sondern wird genau so unbedingt beherrscht von chemisch-physikalischen Gesetzen wie jeder tote Körper. Gerät er in irgendwelche Bedingungen, so hat er nicht die Wahl zwischen einer nützlichen, einer schädlichen oder einer indifferenten Reaktion, sondern die Kausalkette setzt sich nach einer bestimmten Richtung fort, und diese ist, wie tausendfältige Beobachtung lehrt, sehr oft der Erhaltung des Lebens nicht dienlich, also unzweckmäßig.

Ad III. Daraus ergibt sich schon die Unrichtigkeit der dritten vitalistischen These, daß jede organische Veränderung nach der nützlichen Seite sich vollzieht, selbst dann, wenn der Erfolg nicht ganz erreicht wird. Ein Lebewesen soll »zielstrebig« sein und die wunderbare Gabe besitzen, auf die blind waltenden anorganischen Kräfte seiner Umgebung so zu reagieren, wie es die Erhaltung des Lebens fordert. Freilich geben die Vitalisten zu, daß diese Kräfte zuweilen so übermächtig sind, daß das betreffende Tier oder die Pflanze trotz seiner an sich zweckmäßigen Reaktion zugrunde geht. Die Reaktion brauche nicht vollständig zu sein und überwinde deshalb nicht immer die schädlichen Reize, aber sie bewege sich stets in der Richtung auf das Zweckmäßige. Es ist sehr leicht nachzuweisen, daß ein solcher Trieb zur zweckmäßigen Reaktion nicht immer vorhanden ist, und daß die Lebensäußerungen sogar im normalen, nicht durch Krankheiten gestörten Zustande häufig genug unpraktisch sind. Eine Amöbe kommt mit einem Stein in Berührung; statt ihn ruhig liegen zu lassen, nimmt sie ihn in das Protoplasma auf, bewegt ihn einige Zeit unnütz in demselben umher und stößt ihn dann erst wieder aus. Ein Paramäcium berührt irgend einen Körper, bleibt ruhig stehen und schlägt rastlos die Cilien des Mundtrichters; finden sich Bakterien an dem Gegenstand, so ist dieser Reflex zweckmäßig und befördert dieselben als Nahrung in die Mundöffnung, sehr oft fehlen sie aber, und der Reflex ist unzweckmäßig. Auf meinen Reisen an der Westküste von Südamerika bin ich einmal Zeuge eines merkwürdigen Schauspiels gewesen. Als ich auf der Santa Maria-Insel im Golfe von Arauco landen wollte, wimmelte der ganze Strand von Tausenden von Riesentintenfischen (*Ommastrephes gigas*), die teils tot am Ufer lagen, teils im seichten Wasser sich umherbewegten. Diese letzteren schwammen nun stets gegen das Land zu, bis schließlich eine Brandungswoge sie aufs Trockene warf, anstatt zu versuchen, das tiefere Wasser wiederzugewinnen. Die Reflexe und desgleichen die Instinkte »irren sich« sehr häufig, d. h.

Digitized by Google

sie treten in Aktion, wo sie direkt schädlich wirken, und nichts ist verkehrter als die Behauptung, ein Organismus reagiere unter normalen Umständen immer in einer der Erhaltung des Lebens dienlichen Weise. Daß die Organismen unter neuen Verhältnissen und im krankhaften Zustande sehr oft unzweckmäßig reagieren, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung; jeder Leuchtturm, an dem Tausende von Vögeln und Insekten zugrunde gehen, jedes Krankenhaus, die toxicologischen Erscheinungen, die fehlerhaften Regenerationen, jeder Klumpfuß und jeder Wasserkopf beweisen dies. Die zahllosen schädlichen Reaktionen und Unvollkommenheiten im Bau, besonders die exzessiven Bildungen (siehe S. 389), machen es unmöglich, im vitalistischen Sinne von einer den Organismen immanenten Zweckmäßigkeit, von einem Triebe, immer nach der nützlichen Seite abzuändern, zu sprechen. Unzweckmäßig verlaufende Regenerationen sind sehr häufig. Ein *Triton* bildet zwei neue Linsen in demselben Auge, wenn die Iris bei der Linsenexstirpation an zwei Stellen verletzt wurde. Wird *Planaria lugubris* quer durchschnitten, so entsteht ein zweiter Kopf am Hinterende des vorderen Stückes; ebenso regeneriert ein kurzes Hinterende eines Regenwurmes anstatt eines Kopfes einen Schwanz, Eidechsen erhalten zuweilen doppelte Schwänze, bei Krebsen kann statt des entfernten Auges eine Antenne sich bilden, und Teilstücke eines Tubularienstammes wachsen an jedem Pole in einen Polypen aus. Tornier (Arch. f. Entw.-Mech. 20, 1905, S. 76 ff.) hat gezeigt, daß, wenn bei Larven der Knoblauchskröte von der Anlage der Hinterextremität das obere Stück durch einen Schnitt abgetrennt wird, dieses dann zu einem neuen Becken mit zwei Hinterbeinen auswächst. Wird die Operation auf beiden Seiten ausgeführt, so entstehen regelmäßig Monstra mit sechs Hinterbeinen (Fig. 60). Die Regenerationsexperimente haben demnach mit aller Deutlichkeit gezeigt, daß auf jeden Wundreiz eine gesetzmäßige Reaktion erfolgt, die nicht selten höchst unzweckmäßig verläuft und daher direkt gegen eine vitalistische Deutung spricht. Daher sind auch, abgesehen von Driesch und Wolff, die Mehrzahl der auf diesem Gebiet tätigen Forscher (Roux, Morgan, Fischel, Klebs, Korschelt, Tornier u. a.) durchaus nicht Anhänger des Vitalismus geworden, sondern haben sich zum Teil sehr energisch gegen ihn ausgesprochen.

Die Regenerationserscheinungen sind gewiß häufig sehr merkwürdig und entziehen sich noch vielfach einer genaueren Beurteilung, aber sie sind im Prinzip nicht schwerer zu verstehen wie jeder lokale Wachstumsprozeß, denn auch dieser spielt sich normalerweise harmonisch ab, d. h. mit steter Berücksichtigung des Gesamtorganismus.

Digitized by Google

Daher ist es unrichtig, die Regenerationen als etwas ganz besonders Eigenartiges hinzustellen, welches die Annahme eines vitalistischen Prinzips verlange. Sehen wir doch, daß jede Substanz, welche zu wachsen vermag, auch in irgend einem Grade regenerationsfähig ist. Wenn auch dieses Vermögen bei den Kristallen im einzelnen sich anders abspielt wie bei den Organismen, so sind doch in der Haupt-

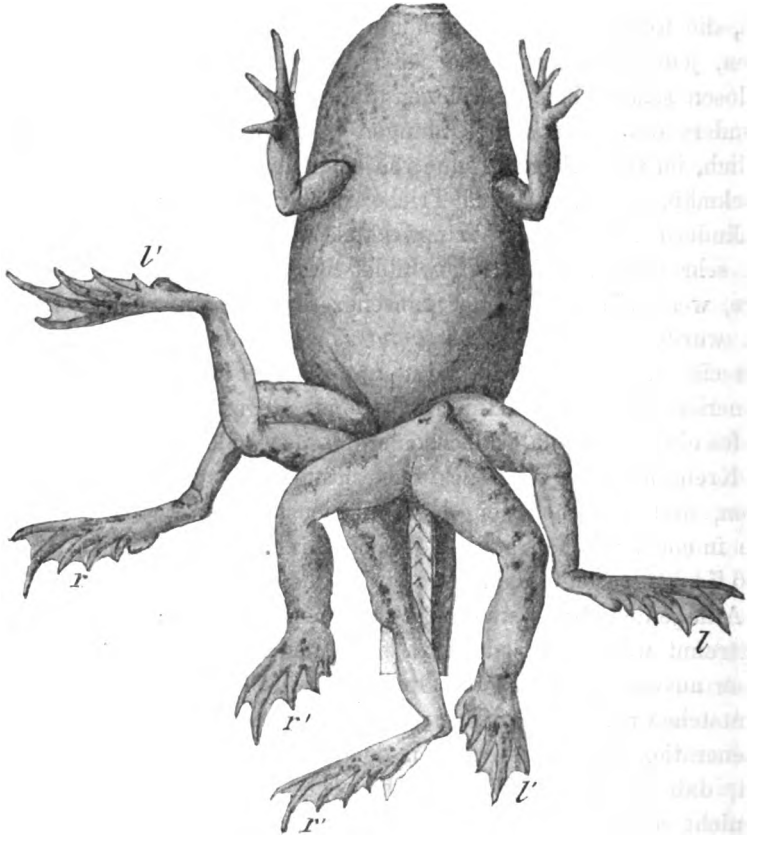


Fig. 60. Knoblauchskröte mit 6 Hinterbeinen. Nach Tornier, 1905, Fig. 23.

sache, der Wiederherstellung der ursprünglichen Form, alle Regenerationen einander gleichwertig. Nach den schönen Untersuchungen von Przibram kann ein verletzter Kalialaunkristall in einer durch eine Ölschicht vor Verdunstung geschützten Mutterlauge sogar seine Gestalt reparieren, ohne dabei schwerer zu werden. Er rundet die Ecken etwas ab, löst einen Teil der Substanz an den Flächen und ergänzt dafür die fehlende Spitze. Wenn eine solche »Formregulation« an einem toten Körper nach rein chemisch-physikalischen

Digitized by Google

Gesetzen möglich ist, weshalb sollen wir dann bei den Organismen zu einer mystischen supraphysischen Kraft unsre Zuflucht nehmen?

Wie sehr der Vitalismus durch die Tatsachen der Dysteleologie in die Sackgasse gedrängt wird, geht am besten aus den Phrasen hervor, mit denen er sich zu wehren sucht. Wolff (1902, S. 35) flüchtet sich hinter folgenden nichtssagenden Sophismus: »Damit aber ein Vorgang zweckmäßig im biologischen Sinne erscheint, also zu teleologischer Beurteilung nötigt, dafür ist nicht erforderlich, daß er zu einem Ziele führt, sondern nur, daß er zu einem Ziele strebt. Der Erfolg braucht also für die teleologische Beurteilung gar nicht in Betracht zu kommen, und der Grad der Vollkommenheit einer Leistung ist für die biologische Betrachtung prinzipiell nebensächlich.« Welchem »Ziele« mag wohl die Natur bei der Bildung eines Wasserkopfes zugestrebt haben? Woran erkennt man, daß hier überhaupt ein »Ziel« vorliegt? War das »Ziel« die Bildung eines normalen Kopfes, so ist es nicht erreicht worden, und der Vorgang ist unzweckmäßig, genau so, wie eine fehlerhaft konstruierte und daher nicht brauchbare Maschine unzweckmäßig ist. Mit jener Phrase läßt sich die größte Unzweckmäßigkeit (etwa ein Microcephale) in eine »Zielstrebigkeit« umdeuten, d. h. durch ein Jonglieren mit Worten Weiß in Schwarz verdrehen. — In ähnlicher Weise behauptet Reinke (1901, S. 100): »Jede organische Entwicklung ist zielstrebig, mag das Ergebnis zweckmäßig ausfallen oder nicht; auch die Entwicklung einer Pflanzengalle ist ein zielstrebiger Vorgang, weil er in der Erzeugung einer bestimmten Gestalt seinen Abschluß findet.« Dann wäre jede Kristallisation und jede Tropfenbildung ebenfalls zweckmäßig, denn sie ruft eine bestimmte Gestalt hervor, und eine derartige Zielstrebigkeit wäre nicht geeignet zur Unterscheidung organischer und anorganischer Prozesse.

Solche Zugeständnisse beweisen deutlich, daß die angebliche Zielstrebigkeit nicht existiert. Wenn nun trotzdem die Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte immer komplizierter und leistungsfähiger geworden sind und die wunderbarsten Anpassungen erworben haben, so muß ein regulatorisches Prinzip die Natur beherrschen, welches wir mit Darwin in dem Kampf ums Dasein und der durch ihn bewirkten Auslese der passenden Variationen sehen. Hätten die Organismen tatsächlich die Fähigkeit, die Lebensäußerungen immer nach der nützlichen Seite zu dirigieren, wenngleich manchmal ohne bleibenden Erfolg, so wäre die Gesetzmäßigkeit der Naturkräfte damit durchbrochen und das Wunder wieder in das Naturgeschehen eingeführt. Sowohl die tatsächlichen Beobachtungen wie die theore-

Digitized by Google

tische Grundlage der Naturwissenschaften entziehen der Hypothese von einer den Lebewesen immanenten zweckmäßigen Reaktionsfähigkeit jeden Boden.

Ad IV. Da die Vitalisten das Selectionsprinzip ablehnen, so sind sie gezwungen, eine andre Quelle für die Entstehung der Anpassungen anzugeben, über deren Natur die Meinungen freilich weit auseinander gehen, was am besten beweist, daß dieser »neue Kurs in der Biologie« mit sich selbst noch nicht über das Fundament der Lehre einig ist. Es lassen sich hier drei Richtungen unterscheiden, die wir als agnostischen, metaphysischen und psychischen Vitalismus bezeichnen wollen.

a) Der agnostische Vitalismus wird von G. Wolff vertreten. Er besteht darin, daß er »die gegebene Tatsache der organischen Zweckmäßigkeit, für die unser Verständnis vorläufig nicht ausreicht, als das specifisch biologische Problem hinnimmt, ohne es zu leugnen und ohne es zu verschleiern«. Diese Worte bezeichnen den vollständigen Bankerott des Vitalismus, denn er verzichtet damit auf jede Erklärung.

b) Der metaphysische Vitalismus wird von Driesch, v. Hartmann und Reinke als des Rätsels letzte Lösung auf den Schild erhoben. Eine nichtenergetische, aber Energien leitende und transformierende, immaterielle, final wirkende Kraft soll die Organismen beherrschen. Sie wird von Driesch mit dem aristotelischen Ausdruck Entelechie bezeichnet, bedeutet also ein mystisches Etwas, welches sein τέλος (Ziel) in sich trägt. Näheres hierüber möge der Leser bei dem Autor (1905) selbst nachlesen, dessen ungenießbar verschwommene Ausführungen einem scholastischen Philosophen des Mittelalters alle Ehre gemacht haben würden[1]). Viel klarer durchgearbeitet erscheint

[1]) Driesch's sogenannte »Beweise« für die »Autonomie« (Eigengesetzlichkeit) der Lebenserscheinungen sollen dartun, daß in einem Organismus Vorgänge sich abspielen, welche von den chemisch-physikalischen Prozessen prinzipiell verschieden sind. Sie sind so leicht ad absurdum zu führen, daß man kaum begreift, wie sie auf gewisse Biologen Eindruck machen konnten. Der erste (1905, S. 206) wird geführt auf Grund einer Analyse der »harmonisch-äquipotentiellen Systeme«, wobei mit dem letzteren bombastischen Terminus die simple Tatsache einer gleichen Veranlagung bezeichnet wird, nämlich daß ein Organ, welches bei normalem Wachstum an jeder Stelle eines andern auftreten kann, auch bei der Regeneration sich ebenso verhält. Der Stiel einer *Tubularia* ist überall gleich gebaut, und kann daher, ganz unabhängig von seiner Länge, an seinem distalen Ende einen Kopf bilden. Daher ist es nicht verwunderlich, daß ein beliebig anges Stück eines solchen Stiels einen Kopf regeneriert. Dieser neue Kopf mit seinen zwei Tentakelkränzen fällt bei einem großen Stielstück groß, bei einem kleinen klein aus, offenbar, weil der Kräftevorrat in ersterem größer ist als in

Digitized by Google

das »Lebensprinzip« bei E. v. Hartmann (1906): es ist immateriell und supraindividuell, an keinen Raum im Ort gebunden, aber sich der einzelnen Individuen bemächtigend; es wirkt unbewußt, final, besitzt aber »weder Gedächtnis noch Reflexion, noch Kenntnisse, die es durch Erfahrungen mehren könnte, noch angeborene Ideen«. Auch Reinke rechnet mit solchen nichtenergetischen Kräften, den Dominanten, die selbst aber wieder der Ausfluß einer »Kosmischen Intelligenz«, eines »Prinzips der Weltvernunft« sind. Es dürfte jedem Leser einleuchten, daß solche »Erklärungen« rein metaphysisch und daher für einen Naturforscher unannehmbar sind. Sie wurzeln nicht in irgend einer Weise in der Erfahrung und sind nicht mit zwingender Logik aus den Tatsachen hypothetisch erschlossen, sondern sie sind nur Erzeugnisse der Phantasie, die jeder Beweiskraft entbehren. Will man die biologischen Rätsel mit Hilfe des Glaubens lösen, so genügt die einfache Formel der theologischen Erklärung, denn diese behauptet wenigstens nicht, eine vertiefte Einsicht zu bieten.

---

letzterem. Ein kleiner Kristall mit defekter Spitze setzt ebenfalls nur ein kleines Stück bei der Regeneration auf, und wenn hierzu die anorganischen Naturkräfte ausreichen, weshalb sollen wir dann bei der Tubularie eine rätselhafte »Entelechie« als Deus ex machina zu Hilfe rufen? Der zweite Beweis (ibid. S. 208, lautet: weil jede Begonien-Blattzelle und jede Cambiumzelle die ganze Pflanze erzeugen kann, deshalb soll hier keine »Maschinerie« zugrunde liegen, denn eine solche kann sich nicht fortgesetzt teilen und dabei doch immer ganz bleiben. Versteht man unter Maschinerie ein Gebilde, das aus einer Anzahl starrer Teile, etwa nach Art einer Lokomotive, sich zusammensetzt, so kann selbstverständlich durch einfache Teilungen nicht eine Vervielfältigung erzielt werden. Daraus folgt, daß eine Zelle nicht eine Maschine in diesem Sinne ist; es bleibt aber vollständig die Möglichkeit bestehen, daß chemisch-physikalische Vorgänge bei jeder Zellteilung eine Umlagerung bewirken, derartig, daß beide Tochterzellen dieselben Stoffe erhalten. Dann kann jede Blattzelle etwas »Keimplasma« erhalten und dadurch befähigt sein, einer ganzen Pflanze unter geeigneten Bedingungen den Ursprung zu geben. Driesch's Argumentation ist also völlig verfehlt und beweist nicht eine Spur von dem was sie behauptet. — Weiter soll die Autonomie der Lebensprozesse aus den Handlungen des Menschen zu erschließen sein, bei denen bekanntlich die kompliziertesten psychischen Prozesse (Denken, Wollen, Erfahrung, Gedächtnis) eine bestimmende Rolle spielen. Diese entziehen sich aber zurzeit noch hinsichtlich ihrer Entstehung und ihres Wesens jeder Beurteilung und können daher weder für noch gegen den Vitalismus ausgespielt werden. Es ist erwiesen, daß die seelischen Prozesse von physischen Vorgängen im höchsten Maße abhängen und an Körper von bestimmter chemischer Konstitution gebunden sind, was eher dafür als dagegen spricht, daß sie durch eben diese stoffliche Zusammensetzung hervorgerufen werden, wie die Eigenschaften der Schwefelsäure durch das Molekül H^2SO^4. — Ebenso nichtig ist Driesch's Beweis aus der Hirnphysiologie, daß nach operativer Zerstörung gewisser Gehirn-

Digitized by Google

c) Der psychische Vitalismus von Pauly, Francé und Wagner geht von dem richtigen Gedanken aus, daß jedes Zweckgeschehen eine bewußte, auf Erfahrung gestützte Intelligenz voraussetzt. Nur ein geistiges Prinzip kann eine Absicht haben, einen Zweck verfolgen, Versuche anstellen, Erfahrungen sammeln, sich ein Urteil bilden und auf Grund des Gedächtnisses die Mittel so auswählen, daß sie nach chemisch-physikalischen Gesetzen den Zweck verwirklichen. Eine bewußte Intelligenz vermag Kausalität und Finalität in Harmonie zu bringen, wie die Erfindungen des Menschen beweisen. Da nun jede Zelle unter Umständen zweckmäßig reagiert, so nehmen diese Forscher einen Zellverstand an. Jede Zelle besitzt Überlegung, Urteil und Willen und handelt daher zweckmäßig. Diese Hypothesen sind völlig unannehmbar, weil sie aller physiologischen Erfahrung widerstreiten, denn es ist sicher erwiesen, daß die komplizierten psychischen Prozesse des Urteilens, Überlegens und Wollens nur auf Grund eines hochentwickelten Nervensystems möglich sind. Sie in jede Tier- und Pflanzenzelle zu verlegen, ist eine in der Geschichte der Biologie wohl einzig dastehende Verirrung, von der E. v. Hartmann (1906, S. 382), der doch selbst begeisterter Vitalist war, mit Recht sagte: »es war kaum nötig, diese Auffassung

---

regionen andre für sie eintreten können, denn daraus folgt nur, daß das betreffende Centrum im normalen Zustande nicht allein, sondern unter Mitwirkung des Ganzen die Funktion auslöst und daher jenes eventuell entbehrt werden kann. — Wenn Driesch glaubt, die innere Harmonie und die Zweckmäßigkeit der organischen Prozesse durch eine vitale »Entelechie« erklären zu können, so ist ihm vorzuhalten, daß dieser Begriff so unklar ist, daß er dem Geiste der Naturwissenschaften völlig widerspricht. Sie soll eine »Konstante« sein, welche die anorganischen Kräfte in einem Organismus dirigiert und den Kräfte- und Stoffaustausch regelt (S. 235), so daß, »wo Entelechie sich am Naturgeschehen beteiligt, die Gesetzlichkeit des Anorganischen gestört oder überwunden« ist. Anderseits muß sie diesem wieder untergeordnet sein, denn wir lesen: »da Entelechie kompensationsmäßig zu den Faktoren des Anorganischen in Beziehung tritt, so kann sie auch durch diese Faktoren in ihrer Betätigung beschränkt und gestört werden« (S. 243). Weiter erfahren wir: »Entelechie benutzt, nach Art von Kompensationen, die Faktoren des Anorganischen, um das ihrer jeweiligen Eigenart entsprechende herzustellen und regulatorisch zu erhalten. Die wesentlichsten Kennzeichen der Entelechie dürfen wohl mit den Worten »primäres Wissen und Wollen« bezeichnet werden, wobei aber diese Ausdrücke in durchaus analogienhaft übertragenem Sinne, rein beschreibend-verdeutlichend gebraucht sind. . . . Es erleichtert die Kennzeichnung der organischen Phänomene, verschiedene Arten der Entelechie an den Organismen zu unterscheiden; die eine derselben leistet die Formbildung, den Bewegungsreaktionen stehen »Psychoide« stufenmäßig geordnet vor. Die Formentelechie enthält potential die Psychoide (S. 243).« Das sind schauderhafte Phrasen, die unsre Erkenntnis nicht im mindesten fördern und nur dazu dienen können, die Biologie in Verruf zu bringen.

Digitized by Google

zu verspotten, sobald man sich ihres anthropomorphischen Ursprunges und der Absurdität ihrer Konsequenzen einmal bewußt geworden war«.

Ferner wissen wir von uns selbst, daß wir beständig zweckmäßige Reaktionen vollziehen, die sogenannten Reflexe (Zusammenziehen der Pupille bei grellem Licht, Abscheidung des Pepsins und der Salzsäure im Magen u. a. [vgl. S. 18]), ohne daß eine Überlegung oder ein Willensakt vorhergegangen sind. Derartige Reflexe verlaufen ebenso automatisch, wie das Steigen und Fallen der Quecksilbersäule im Thermometer, und ohne Spur von Verstandesoperation. Wären zu ihnen erst eine Überlegung, ein Urteil, ein Willensentschluß nötig, so könnten sich die Reflexe nicht so blitzschnell und mit so absoluter Gesetzmäßigkeit abspielen, wie es tatsächlich geschieht. Da die Reflexe der Tiere und Pflanzen ebenso maschinenmäßig verlaufen, wie diejenigen, welche wir von uns selbst kennen, so können sie nicht anders beurteilt werden.

C. Die Lamarcksche Erklärung.

1. Vieldeutigkeit des Begriffes Lamarckismus.

Der Lamarckismus, d. h. die biologische Weltanschauung von Lamarck, ist ebensowenig wie der Vitalismus eine in sich einheitliche Betrachtungsform der Lebewesen, was nicht zu verwundern ist, da zu Anfang des vorigen Jahrhunderts, als die berühmte »Zoologische Philosophie« des Begründers der Descendenzlehre erschien, über das Wesen der Art- und Formbildung noch viel unklarere Vorstellungen herrschten wie gegenwärtig. Bei Lamarck finden sich vier leitende Gedanken, die sich nicht gegenseitig mit Notwendigkeit bedingen, so daß man einige billigen, andre ablehnen kann. Wir unterscheiden danach ebenso viele Formen des Lamarckismus:

I. den Funktions-Lamarckismus, der in dem Satze gipfelt, daß neben den von außen kommenden Reizen (Klima, Ernährung usw.) die Funktion der Organe für die Umbildung der Arten von größter Bedeutung ist, indem intensiver Gebrauch ein Organ stärkt und Nichtgebrauch es schwächt. Die Art der Funktion bedingt den Ausbildungsgrad des Organs und kann daher eine Quelle des Fortschritts oder des Rückschritts sein.

Digitized by Google

II. den Vererbungs-Lamarckismus, d. h. die Annahme einer Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften[1]). Sie ist eine einfache Konsequenz von I.

III. den Adaptions-Lamarckismus, d. h. die Annahme einer direkten Anpassungsfähigkeit.

IV. den Psycholamarckismus, d. h. die Anschauung, daß jedes Bedürfnis die Mittel zu seiner Befriedigung hervorruft.

Viele Biologen verstehen unter Lamarckismus nur die erste und die zweite These, und in diesem Sinne habe ich auch in der vorigen Auflage dieses Buches dem Lamarckismus das Wort geredet, denn sie passen durchaus in die kausalmechanische Naturauffassung hinein, da die Wirkungen des Gebrauchs und des Nichtgebrauchs, sowie die somatische Vererbung sich auch auf unzweckmäßige Bildungen beziehen können. Es sind allgemeine Prinzipien, die bald im nützlichen, bald im schädlichen Sinne wirken. Die dritte und vierte These hingegen haben ein vitalistisches Gepräge, denn sie legen in den Organismus die zielstrebige, zweckmäßige Reaktionsfähigkeit hinein auf Grund eines psychischen Faktors. Der Psycholamarckismus ist identisch mit dem Psychovitalismus von Pauly, Francé und A. Wagner und wird von diesen Forschern auch mit vollem Recht als Lamarckismus bezeichnet, denn bei dem berühmten Franzosen spielen das »innere Gefühl« und das »Bedürfnis« als formbildende Prinzipien eine große Rolle. Ich zitiere zum Beweise nur die folgende Stelle und verweise im übrigen auf die weiteren Ausführungen von Detto (1904, S. 39) und Pauly (1905, Kap. VI); Lamarck (S. 120) schreibt:

---

[1]) Ich zitiere diese beiden Fundamentalsätze hier noch wörtlich. Lamarck schreibt S. 121: »Erstes Gesetz. Bei jedem Tier, welches das Ziel seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, stärkt der häufigere und bleibende Gebrauch eines Organs dasselbe allmählich, entwickelt und vergrößert es und verleiht ihm eine Kraft, die zu der Dauer dieses Gebrauchs im Verhältnis steht, während der konstante Nichtgebrauch eines Organs dasselbe allmählich schwächer macht, verschlechtert, seine Fähigkeiten fortschreitend vermindert und es endlich verschwinden läßt. Zweites Gesetz. Alles, was die Tiere durch den Einfluß der Verhältnisse, denen sie während langer Zeit ausgesetzt sind, und folglich durch den Einfluß des vorherrschenden Gebrauchs oder konstanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung au die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, daß die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern, oder denen, welche diese Nachkommen hervorgebracht haben, gemein seien.«

Digitized by Google

»Die wahre Ordnung der Dinge nun, die wir hier betrachten wollen, besteht darin:

Daß erstens jede ein wenig beträchtliche und anhaltende Veränderung in den Verhältnissen, in denen sich jede Tierrasse befindet, eine wirkliche Veränderung der Bedürfnisse derselben herbeiführt;

Daß zweitens jede Veränderung in den Bedürfnissen der Tiere andre Tätigkeiten, um diesen neuen Bedürfnissen zu genügen, und folglich andre Gewohnheiten nötig macht;

Daß drittens jedes neue Bedürfnis, indem es neue Tätigkeiten zu seiner Befriedigung nötig macht, von dem Tiere, das es empfindet, entweder den größeren Gebrauch eines Organs, von dem es vorher geringeren Gebrauch gemacht hatte, erfordert, wodurch dasselbe entwickelt und beträchtlich vergrößert wird, oder den Gebrauch neuer Organe, welche die Bedürfnisse in ihm unmerklich durch Anstrengungen seines inneren Gefühls entstehen lassen.«

Also Bedürfnis und inneres Gefühl können sowohl Bestehendes verändern, wie auch ganz Neues schaffen.

Das Gesagte mag genügen, um die Doppelnatur des Lamarckismus, seine mechanovitalistische[1]) Mischung darzutun. Daraus ergibt sich weiter, daß es kaum möglich ist, den Begriff des Lamarckismus in eine kurze Definition zu pressen. Wenn z. B. v. Wettstein schreibt (Handbuch der system. Botanik I, 1901, S. 31): »Wir bezeichnen alle Ideen, betreffend die Formenbildung, welche dem Organismus selbst die Fähigkeit der zweckentsprechenden Veränderung zuschreiben, als »lamarckistische« und die Lehre selbst als »Lamarckismus«, so ist das Programm damit nicht erschöpft, sondern nur die dritte und vierte These betont worden[2]). Er selbst faßt übrigens den Begriff enger als Lamarck getan haben würde, denn er meint (1900, S. 199), daß nach unsern Erfahrungen »durch direkte Anpassung nichts absolut Neues entsteht, sondern insbesondere Steigerung oder Abschwächung schon vorhandener Anlagen eintritt«.

---

[1]) Lamarck würde, wenn er jetzt lebte, den vitalistischen Teil seiner Thesen sicherlich aufgeben, denn seine Grundanschauungen sind durch und durch mechanistisch. Er führt alle Lebenserscheinungen auf eine »erregende Ursache« zurück, die aber ursprünglich »den Organen der Organismen fremd ist« und von der er angibt, »daß die umgebenden Medien sie ihnen (den Organismen) entweder ausschließlich oder teilweise liefern« (S. 324); sehr charakteristisch ist auch der mehrfach wiederkehrende Satz, »daß es nicht wahr ist, daß die Natur für die Organismen besondere Gesetze hat, die denen, welche die Veränderungen der leblosen Körper regieren, entgegengesetzt sind«.

[2]) Dasselbe gilt für die kürzlich von A. Wagner (1907, S. 6) gegebene Definition: »Der Lamarckismus ist die spezielle Anwendung des allgemeinen naturphilosophischen Prinzips einer teleologischen Gesetzmäßigkeit in der Natur auf die Entwicklungstheorie.«

Digitized by Google

2. Anerkennung des mechanischen, Ablehnung des vitalistischen Lamarckismus.

Den Psycholamarckismus vermag ich nicht anzuerkennen, weil er einmal identisch ist mit dem oben (S. 448) abgelehnten Psychovitalismus und weil ferner die Anschauung, daß jedes Bedürfnis die Mittel zu seiner Befriedigung hervorruft, total falsch ist. Ein Organismus empfindet Lust oder Unlust und hat im letzteren Falle das Bedürfnis, aus der als unangenehm empfundenen Situation herauszukommen, ob ihm das aber auf Grund seiner Fähigkeiten gelingt, ist eine andre Frage, die zuweilen bejaht, in den meisten Fällen verneint werden muß. Ich erinnere an das oben (S. 431) nach Preyer geschilderte Benehmen von See- und Schlangensternen, welche sich in einer Zwangslage befinden und dann alle möglichen Bewegungen ausführen, die eventuell Erfolg haben. Wenn aber ein Mensch an Gallensteinen leidet oder durch einen Sturz in einen Felsenspalt sich fest eingeklemmt hat oder eine Landpflanze durch eine Überschwemmung unter Wasser geraten ist, so führt das Bedürfnis allein noch nicht zu einer Linderung der Leiden. Noch unhaltbarer ist der Satz von Lamarck, daß das Bedürfnis auch etwas völlig Neues erzeugen soll. Wenn eine ungiftige Schlange viel verfolgt wird oder ihre Beute nur schwer bemeistern kann, so wird das Secret der Speicheldrüsen deshalb nicht giftig, und wenn ein Fisch in abyssische Tiefen einwandert, so ist nicht einzusehen, warum er ein Bedürfnis nach Leuchtorganen empfinden sollte; wäre es aber vorhanden, so würde es sicherlich nicht diese hervorrufen, ebensowenig wie der Wunsch nach Haaren eine Glatze aus der Welt schafft. Ich lasse hier einen Satz von Boveri (1906, S. 56) folgen, der — obwohl er sich nicht freigehalten hat von vitalistischen Gedanken — mit Recht sagt: »Auch ist darauf hinzuweisen, daß es für viele Einrichtungen ganz undenkbar ist, daß der Organismus ein Bedürfnis für sie empfunden haben könne. Wie sollte ein einzelliges Wesen ein Bedürfnis nach Vielzelligkeit haben, eine festsitzende Meduse nach freier Bewegung, ein blindes Tier ein Bedürfnis nach Lichtempfindung, ein lichtempfindendes nach Bildempfindung, ein Pflanzensamen nach Flugfähigkeit?«

Bezüglich der direkten Anpassungen verweise ich auf das oben (S. 426 ff.) Gesagte: eine allgemeine Fähigkeit zu solchen kommt den Organismen nicht zu, sondern als Regel werden neue Anpassungen auf indirektem Wege unter Mithilfe der Selection erworben. Dies schließt nicht aus, daß in seltenen Fällen eine Anpassung einfacher Art direkt zustande kommen kann, indem alle Individuen zufällig

Digitized by Google

nach der nützlichen Seite hin abändern, wenn sie in eine neue Situation geraten. Hinsichtlich der Vererbung erworbener Eigenschaften verweise ich auf Kap. IV, I, A, wo gezeigt wurde, daß eine solche Vererbung für Simultanreize bewiesen ist, während sie für Leitungsreize indirekt aus den Erscheinungen der Rückbildung gefolgert werden muß. Der Inhalt der ersten These des Lamarckismus, der Einfluß der Außenwelt, die stärkende Wirkung des Gebrauchs und die schwächende des Nichtgebrauchs, wird allgemein anerkannt, fraglich bleibt jedoch die physiologische Begründung der funktionellen Anpassung. Ich habe mich früher (S. 247, 424) dahin ausgesprochen, daß diese Eigenschaft zurzeit nicht zu erklären ist und habe sie wegen ihrer weiten Verbreitung zu den Grundfähigkeiten der Lebesubstanz, mithin zur »primären Zweckmäßigkeit« gerechnet. Trotzdem spricht sie durchaus nicht für eine immanente Zielstrebigkeit, denn erstens gilt sie nicht für alle aktiven Organe (siehe S. 244) und zweitens führt sie oft genug zu pathologischen Hypertrophien, was beweist, daß die Kontrolle der Selection beständig vonnöten ist. Die funktionelle Anpassung steht demnach auf derselben Stufe wie die Fähigkeiten der Regeneration und der Gewöhnung, die auch keineswegs immer im zweckmäßigen Sinne wirken. Ein Organismus gewöhnt sich auch an Gifte, z. B. der Mensch an Alkohol und Nikotin, wobei es den Anschein hat, als ob die schädliche Einwirkung fortgefallen ist, während sie in Wirklichkeit fortbesteht. Endlich entzieht sich die funktionelle Anpassung nicht ganz der mechanischen Auffassung, denn sie läßt sich zurückführen auf das allgemeine Gesetz, daß je intensiver die Ursache ist, um so stärker auch die Wirkung ausfälllt.

3. Verhältnis des Funktions-Lamarckismus zur Selection.

Die Organismen werden durch den Wechsel der Existenzbedingungen sehr oft gezwungen, gewisse Organe besonders intensiv oder in veränderter Weise zu benutzen, woraus sich Vergrößerung oder morphologische Umgestaltung erklärt. Die Gebrauchswirkungen haben aber ihre Grenzen, und es ist zweifellos, daß der Lamarckismus im Unrecht ist, wenn er die ganze Vielgestaltigkeit der Organismen auf Gebrauchswirkungen oder auf chemisch-physikalische Reize der Außenwelt zurückführen will. Hinsichtlich der letzteren verweise ich auf das S. 69 Gesagte. Um die Begrenztheit der Gebrauchswirkungen darzutun, sei daran erinnert, daß selbstverständlich die ungeheure Fülle der passiven Anpassungen außerhalb ihres Bereichs liegt. Aber auch sehr viele Eigentümlichkeiten aktiver Organe lassen

Digitized by Google

sich nicht lediglich als Gebrauchswirkung ansehen. Die Speicheldrüse einer ungiftigen Schlange konnte noch soviel Speichel produzieren, derselbe wurde dadurch nicht giftig, ebensowenig wie die einfachen Zähne der Eidechsen durch den Gebrauch bei Schlangen zu Hakenzähnen, dann zu Furchenzähnen und endlich zu Röhrenzähnen umgewandelt werden konnten. Die Hauer des *Babirussa* (Fig. 55, S. 390) konnten durch Gebrauch nicht dazu geführt werden, durch die Backenhaut hindurchzuwachsen, denn dann hätte vorübergehend die Zahnspitze in der Haut gesteckt und wäre somit gebrauchsunfähig gewesen. Wenn die Vorfahren des Narwals zwei gleichgroße Stoßzähne hatten, so hätte intensiver Gebrauch beide Zähne gleichmäßig vergrößern müssen, denn sie konnten beim Anbohren eines Fisches oder Wales nicht bloß einen Zahn gebrauchen und den andern draußen lassen. Hier mußte Selection einsetzen, denn zwei Stoßzähne konnten sich leicht so zwischen Knochen festrennen, daß das Tier sie nicht wieder herauszuziehen vermochte, während ein einfacher Zahn dieser Gefahr weniger ausgesetzt war. Daß lediglich durch die Schwimmbewegung die Zahl der Phalangen in der Hand der Wale sich vergrößerte, ist ebenfalls nicht zu verstehen. Desgleichen dürfte es schwer sein, die Spiralfalte im Darm der Selachier oder die in viele Knochen durch haarfeine Löchelchen eindringenden Lungensäcke der Vögel bloß auf den Bewegungsmechanismus jener Organe zurückzuführen. Der Schwanz der Säuger ist gewiß sehr oft durch die Art seines Gebrauchs modifiziert worden (Springschwanz des Känguruh, Greifschwanz der platyrhinen Affen, Schwimmschwanz des Bibers), aber es ist unverständlich, wie der als Bettdecke dienende Schwanz des Ameisenbären seinen enormen Behang an Haaren oder der Steuerschwanz des Eichhörnchens seinen dichten Haarbesatz auf diese Weise erlangen konnten. Die Vorfahren des Chamäleons hatten sehr wahrscheinlich eine gewöhnliche Eidechsenzunge, die etwas ausgestreckt werden konnte. Aber wie war es möglich, daß bloß durch züngelnde Bewegungen dieses Organ den wunderbaren Grad von Komplikation erreichen konnte, den wir jetzt an ihm bewundern, den centralen Knorpelstab, den schlauchförmigen Acceleratormuskel, der über ihn wie über eine schiefe Ebene hinabgleitet, den dicken Drüsenknopf an der Spitze und andres mehr (Fig. 17). Beim Holothurienfisch (*Fierasfer*) liegt die Afteröffnung ganz vorn an der Kehle, damit das Tier nur seinen Kopf aus dem After des geduldigen Wirtes herauszustrecken braucht, um die Faeces abzusetzen. Wie konnte der Gebrauch des Darmes oder seine peristaltischen Bewegungen eine so weitgehende Verschiebung des Anus bewirken! Man mag sich vorstellen, daß beim Ele-

Digitized by Google

fanten und Rhinozeros aus rein mechanischen Gründen mit zunehmender Körpergröße auch die Haut sich verdickte und das derbe Stratum corneum die Bildung der Haare unterdrückte; aber was anders als Selection konnte bewirken, daß die Haare an den Stellen erhalten blieben, wo sie nicht entbehrt werden konnten, nämlich an der Schwanzspitze und im Gehöreingang als Schutzmittel gegen Fliegen und als Tastapparate an den Augenlidern und Lippen!

Solcher Beispiele ließen sich ohne Mühe viele Hunderte aufzählen, ganz zu schweigen von komplizierten Augen, Gehör- und Geruchsorganen, die durch den Reiz der Licht- oder Schallwellen oder der Gase allein auch nicht Stufe für Stufe erklimmen konnten. Es gehört nur sehr wenig physiologische Bildung dazu, um einzusehen, daß der Satz: »die Funktion bestimmt die Form, jene ist das Primäre, diese das Sekundäre« nur bedingte Gültigkeit hat, und daß viele Charaktere selbst aktiver Organe sich nicht als Gebrauchswirkungen ansehen lassen. Trotzdem behaupten immer wieder die Paläontologen, das Lamarcksche Prinzip genüge zur Erklärung der Vielgestaltigkeit der Organismen, weil zufällig die Knochen, welche ihnen in erster Linie als Beobachtungsmaterial zur Verfügung stehen, in hohem Maße funktionell anpassungsfähig sind. Oder sie legen in einen Organismus Fähigkeiten hinein, von denen kein Physiologe etwas weiß. Jaekel (1902, S. 26) ist der Ansicht, daß die Hexacriniden dadurch aus den Platycriniden entstanden seien, daß sie zwischen die Costalia prima ihrer Kelchwand plötzlich eine große anale Kalkplatte einschalteten, und hebt mit gesperrtem Druck hervor, diese Umbildung sei nicht ohne aktive Willensbetätigung des Organismus zustande gekommen. Also ein so niedriges Tier wie eine Seelilie hat den »Willen« eine neue Kalkplatte zu bilden, und darum erzeugt es diese einfach! Warum wird denn der so viel höher stehende Mensch einen Herzklappenfehler oder eine krumme Nase trotz besten »Willens« nicht los?

Daß ich die Bedeutung der Lamarckschen Faktoren (Gebrauch bzw. Nichtgebrauch und von der Selection nichtkontrollierte, chemisch-physikalische Reize der Außenwelt) nicht unterschätze, wird der Leser aus verschiedenen Seiten dieser Schrift (vgl. S. 146, 350ff.) ersehen haben; zusammenfassend möchte ich sagen: ihre Erblichkeit vorausgesetzt, so genügen jene Einflüsse zur Erklärung von:

1. vielen indifferenten Merkmalen; Beispiel: Temperaturveränderung bewirkt irgend eine gleichgültige Abänderung in dem Farbenmuster eines Schmetterlingsflügels;

Digitized by Google

2. vielen einfachen Anpassungen aktiver Organe; Beispiel: ein Muskel wird durch Gebrauch stärker und erzeugt durch Zugreiz am Knochen eine Crista;
3. einzelnen einfachen Anpassungen passiver Organe. Beispiele S. 436.

Die Lamarckschen Faktoren versagen jedoch bei der Erklärung von:

I. vielen Charakteren aktiver Anpassungen, obwohl dieselben einfacher Art sind. Beispiele S. 454.
II. vielen komplizierten Anpassungen aktiver Organe. Beispiele: Leuchtorgane, Augen, Geruchs-, Gehörorgane;
III. allen komplizierten passiven Anpassungen. Beispiele: Mimikry.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die Unterscheidung zwischen einfachen und komplizierten Anpassungen keine scharfe ist; aber sie ließ sich nicht umgehen in einer allgemeinen Übersicht. Eine strenge Abgrenzung der bestimmenden Faktoren läßt sich nur an einem konkreten Beispiele durchführen. Hier genügt die folgende Sonderung jener Begriffe: einfache Anpassungen sind solche, welche durch eine Art von Reiz oder durch einige wenige verschiedene Reizqualitäten hervorgerufen werden; komplizierte Anpassungen hingegen können nur durch eine ganze Kette verschiedenartiger Reize entstehen, von denen jeder das Organ auf eine etwas höhere Stufe hebt. Da für jede Stufe ein ganz bestimmter Reiz notwendig ist, und ein nichtadäquater Reiz in den meisten Fällen eine Verschlechterung bewirken muß, so vermag der zufällige Wechsel äußerer Faktoren diese notwendige Linie nicht einzuhalten und kann folglich komplizierte Anpassungen nicht hervorgerufen haben. Da die letzteren bei den Organismen überwiegen und das eigentliche Problem darstellen, so ist demnach das Selectionsprinzip nicht zu entbehren.

Ich hebe zum Schluß noch einmal hervor, daß Mechanolamarckismus und Selectionismus in gleicher Weise alle Variationen auf direkte oder indirekte Reize der Außenwelt zurückführen und nur bezüglich der Häufigkeit der nützlichen Variationen differieren. Nach ersterer Auffassung treten diese bei allen Individuen im wesentlichen gleich auf, nach letzterer ungleich, was den Kampf ums Dasein zur Folge hat. Beide Richtungen werden also nur durch ein äußerliches Moment getrennt. Sehr viele Lamarckisten vergessen dies und glauben irrtümlicherweise

Digitized by Google

die Selectionstheorie ernstlich erschüttern zu können, indem sie irgend eine Variation auf einen klimatischen Reiz zurückführen, während sie nachzuweisen haben, daß alle Individuen der betreffenden Art durch diesen Reiz in derselben Weise verändert worden sind. Dieser Beweis ist selbstverständlich nie zu führen.

D. Die Darwinsche Erklärung durch natürliche Zuchtwahl.

Sie setzt meines Erachtens da ein, wo das Lamarcksche Prinzip aufhört. Daß die Selection nicht genügt, um das Problem der Artbildung vollständig zu lösen, ist so selbstverständlich, daß ich kein Wort darüber zu verlieren brauche. Machtlos steht sie dem Ursprung der Variationen und den indifferenten oder auch schädlichen Merkmalen gegenüber. Die großen Darwinisten: Haeckel, Weismann, Wallace, Fritz Müller, Huxley und wie sie alle heißen, haben dies auch nie behauptet, und am allerwenigsten hat Darwin selbst die Tragweite der natürlichen Zuchtwahl überschätzt. Indem die Selection als Folge des Kampfes ums Dasein aber gerade dasjenige Kapitel der Artbildung erklärt, welches dem Verständnis die größten Schwierigkeiten gewährt, die komplizierten Anpassungen, wird sie zu einem Fundamentalprinzip der belebten Natur. Ohne sie vermögen wir nicht zu begreifen, warum im Laufe der Erdgeschichte die Lebewesen stetig an Komplikation, Leistungsfähigkeit und Artenreichtum zugenommen haben, und wer sie leugnet, verfällt entweder in mystische Spekulationen über »Vervollkommnungstriebe« und »immanente Zweckmäßigkeit« oder er verzichtet auf jede Erklärung. Die Descendenzlehre bleibt ein Stückwerk ohne ein Verständnis der Entstehung der organischen Zweckmäßigkeit, und da für diese die theologische und die vitalistische Erklärung nicht in Betracht kommen und die Lamarckschen Faktoren höchstens für einfache Anpassungen ausreichen, diese aber weitaus in der Minderheit sind, so ist das Selectionsprinzip der eigentliche Schlüssel zum Verständnis der organischen Zweckmäßigkeit. Wenn die Wirkung der Selection sich auch im konkreten Falle nicht in allen Einzelheiten übersehen läßt, so ist sie deshalb nicht weniger sicher, denn ihre Voraussetzungen, der Geburtenüberschuß, das stete Schwanken der äußeren Faktoren und die Variabilität, sind erwiesen, und der Kampf ums Dasein mit dem Überleben des Passendsten muß die notwendige Folge sein.

Daß die Selectionslehre so viel Widerstand zu allen Zeiten — in der jüngsten keineswegs mehr wie früher — gefunden hat, schreibe

Digitized by Google

ich vornehmlich folgenden vier Umständen zu. Erstens drückt ihr die Unmöglichkeit, sie im konkreten Fall durch lückenlose Beobachtungen empirisch festzustellen, den Stempel einer gewissen Inexaktheit auf für den, welcher von der unrichtigen Anschauung ausgeht, eine wissenschaftliche Wahrheit allgemeinen Charakters bestehe aus einer möglichst großen Summe von Beobachtungen, während sie doch in Wirklichkeit in deren vernunftgemäßer Verknüpfung besteht.

Zweitens lassen sich viele Laien und Philosophen von religiösen Vorstellungen leiten und nehmen dann Anstoß an dem Begriff des »Zufalls«, weil sie hierin irrtümlicherweise eine Negierung einer höchsten Intelligenz, der Gottheit, sehen, die nach ihrer Meinung die ganze Welt sinnreich und nach einem Plane ausgedacht und erschaffen hat. Es ist klar, daß der Naturforscher solche religiösen Anschauungen unberücksichtigt lassen muß, da sie jenseits aller Erfahrungen liegen. Will man sich aber einmal auf diesen Boden stellen, so sind meines Erachtens zufällige Ereignisse sehr wohl denkbar, denn »Zufall« bedeutet nicht Regellosigkeit und Willkür, sondern Unkenntnis der natürlichen Ursache einer Variation, und ein solches Eingeständnis der Unvollkommenheit der menschlichen Erkenntnis verträgt sich sehr wohl mit dem religiösen Empfinden, weil der Mensch nicht erwarten kann, die Wege Gottes immer zu verstehen. Religiöse Naturen werden vielfach auch durch die maßlose, alle menschliche Vorstellung übersteigende Verschwendung von Keimen zurückgestoßen, welche in der Natur herrscht, und durch den brutalen Kampf ums Dasein, welcher Tausende verwirft, um einige Wenige zu erhalten, ein Verfahren, das eines liebevollen Schöpfers unwürdig zu sein scheint. Solchen Gegnern kann der Naturforscher nur antworten: wir haben nur danach zu fragen, wie die Wege der Natur sind, nicht aber, warum sie so sind.

Drittens fassen viele, und darunter auch naturwissenschaftlich Gebildete, den Zufall irrtümlicherweise auf als eine Aufhebung der Naturgesetze und bekämpfen ihn dann von ihrem Standpunkt aus mit Recht. Ich habe schon oben (S. 132) gezeigt, daß »zufällige Variationen« solche sind, deren Entstehungsursachen uns unbekannt sind; daß sie aber nach Naturgesetzen so entstehen mußten, wie sie entstanden, ist selbstverständlich.

Viertens vertreten viele Forscher auf Grund zahlreicher Beobachtungen eine geradlinige Evolution und gehen dabei von der unrichtigen Vorstellung aus, daß eine solche der Selectionslehre widerpreche. Wie ich oben (S. 385 ff.) ausgeführt habe, kann eine derartige phyletische Entwicklung entweder auf Orthoselection oder

Digitized by Google

auf Orthogenese beruhen, wobei das letztere Prinzip sehr viel weniger zu leisten vermag als das erstere.

Die einzige wirkliche Schwierigkeit des Darwinismus besteht darin, daß die Variationen erst eine gewisse Höhe erreicht haben müssen, bis sie »selectionswertig« sind, d. h. bis sie der Auslese Gelegenheit zum Eingreifen darbieten. Minimale individuelle Unterschiede können keine Selection veranlassen. Ich habe oben (S. 76—121) ausführlich geschildert, daß diese Schwierigkeit sich bei einem eingehenden Studium des Problems als illusorisch erweist, weil einerseits das Vorkommen selectionswertiger Variationen nicht bestritten werden kann, anderseits verschiedene Mittel und Wege in der Natur existieren, um minimale Unterschiede allmählich zu vergrößern, so daß sie schließlich selectionswertig werden. Von diesen Mitteln fallen Funktionswechsel, Änderung der Existenzbedingungen, Gebrauch bzw. Nichtgebrauch und Orthogenese in das Bereich der Lamarckschen Faktoren, und deshalb kann die Selectionstheorie nicht auf die Mitwirkung der Lamarckschen Prinzipien verzichten. Darwinismus und Lamarckismus[1]) zusammen geben eine befriedigende Erklärung der Artbildung einschließlich der Entstehung der Anpassungen, während jede Theorie allein dies nicht vermag. Will man den Lamarckismus entbehren, so gibt es nur zwei Möglichkeiten. Entweder man behauptet mit Wallace, daß alle, auch die kleinsten, Artunterschiede nützlich oder mit nützlichen Merkmalen korrelativ verbunden seien, was in höchstem Maße unwahrscheinlich ist, oder man entdeckt ein neues Prinzip, welches in der Natur die minimalen individuellen Abweichungen bis zur Selectionswertigkeit steigert. Weismann hatte zu dem Zwecke den Rouxschen Kampf der Teile zu seiner Germinalselection erweitert, von deren völliger Unhaltbarbarkeit wir uns früher überzeugten (S. 272—283). Es ist mir immer unverständlich gewesen, warum die strengen Lamarckianer sich so ablehnend gegen das Selectionsprinzip verhalten, denn die Unzulänglichkeit der Lamarckschen Prinzipien ist so leicht einzusehen, daß aus diesem Heerlager noch nie ein ernst zu nehmender Versuch gemacht worden ist, irgend eine komplizierte Anpassung, sagen wir ein Wirbeltierauge, ein Leuchtorgan, einen Mimikryfall, zu erklären. Eimers Bemühen, die Mimikry der Blattschmetterlinge durch »Farbenphotographie« (vgl. S. 139) oder durch Temperatureinflüsse zu erklären, ist so absurd, daß jede weitere Diskussion

[1]) Gemeint ist natürlich nur der kausal-mechanisch ableitbare Teil des Lamarckismus. Siehe oben.

Digitized by Google

überflüssig ist. Es ist sehr bezeichnend, daß O. Hertwig (1906), der in seiner »Allgemeinen Biologie« den Lamarckschen Standpunkt als »Biogenesistheorie« ausführlich geschildert hat, auf die Frage nach der Entstehung der Anpassungen überhaupt nicht eingeht. Wir erfahren eine Fülle von Tatsachen über die bald nützlichen, bald schädlichen oder indifferenten Wirkungen der Schwerkraft, der mechanischen Kräfte, des Lichtes, der Wärme und chemischer Stoffe, aber das Cardinalproblem der organischen Zweckmäßigkeit wird überhaupt nicht erörtert. So wenig sind diese Tatsachen an sich hierfür geeignet. Und nicht besser ergeht es Schwendener (1902), welcher ebenfalls warm für den Lamarckismus im Gegensatz zur Selection eintritt, sich aber gezwungen sieht, auf jede Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit zu verzichten, indem er schreibt (S. 162): »Daß endlich die Organismen von Stufe zu Stufe emporsteigen, zu immer höheren Differenzierungen der Organe und Gewebe fortschreiten, das liegt begründet in den Molekularkräften des lebenden Plasmas, deren Spiel wir freilich zurzeit nicht übersehen.« Im Grunde läuft der Unterschied zwischen dem Lamarckismus und dem Selectionismus darauf hinaus, ein wie hoher Prozentsatz der Individuen einer Art die nächst höhere Stufe erreicht. Nach dem Selectionsverfahren gelangen nur wenige Individuen zum Ziel, nach dem Lamarckschen Prinzip alle oder fast alle. Wenn man aber sieht, wie verschwenderisch die Natur mit ihren Keimen umgeht, und wie erbarmungslos sie die Lebewesen auf jeder Altersstufe im Kampfe ums Dasein vernichtet, so kann dieser Unterschied im Verlustkonto eigentlich nicht maßgebend sein und spricht jedenfalls höchstens zugunsten des Darwinismus.

Nachdem ich oben (S. 417) allgemein die Wirkungsweise der Darwinschen Faktoren, die extensive, die konservative und die selective, charakterisiert habe, sei hier noch der Umfang des Gebietes der Selection beleuchtet. Es umschließt die Mehrzahl der Anpassungen, und zwar alle mit Ausnahme derjenigen, welche als »direkte Anpassungen« oder als Gebrauchswirkungen angesehen werden können. Es gehören hierhin diejenigen drei Kategorien, von denen ich oben (S. 456) angab, daß sie nicht durch die Lamarckschen Faktoren erklärt werden:

I. viele Charaktere einfacher aktiver Anpassungen. Beispiele S. 454;

II. viele, wenn nicht alle, komplizierte Anpassungen aktiver Organe. Beispiele: Leuchtorgane, Augen, Geruchs-, Gehörorgane;

Digitized by Google

III. alle passiven Anpassungen, einfache wie komplizierte, mit Ausnahme der wenigen Fälle, welche als »direkte Anpassungen« gedeutet werden können. Vgl. die zahlreichen Beispiele, welche ich S. 22 ff. gegeben habe.

Für die Entstehung der aktiven Anpassungen, welche als Gebrauchswirkungen oder als Folgen chemisch-physikalischer Reize angesehen werden können, kommt die Selection häufig in einer untergeordneten Weise in Betracht, nämlich als beschleunigendes Moment. Indem die verschiedenen Individuen einer Art durch den Gebrauch oder durch die äußeren Reize verschieden stark affiziert werden, wird der Auslese Gelegenheit zum Eingreifen geboten, und es gelangen diejenigen Exemplare zur Fortpflanzung, welche am intensivsten durch jene Einflüsse verändert wurden. Umgekehrt ist es wahrscheinlich, daß bei den soeben sub I und II aufgeführten aktiven Anpassungen die Selection cooperiert mit Gebrauchswirkungen, daß z. B. in einem Auge der andauernde Lichtreiz nützliche Veränderungen, etwa eine Vermehrung der Retinazellen, bewirkt. In der Natur wirken alle artbildenden Faktoren zusammen und greifen ineinander, so daß man häufig nicht sagen kann, nur ein Moment sei verantwortlich. In letzter Linie hängt alle Evolution ab von äußeren Faktoren. Diese schaffen die Variationen und verändern den Vererbungsmechanismus und damit die Konstitution, d. h. die inneren Kräfte und korrelativen Beziehungen des Organismus. Sie sind es auch, welche zu vermehrtem Gebrauch oder zu Nichtgebrauch anregen, günstige oder ungünstige Lebensbedingungen schaffen und dadurch dem vielgestaltigen Kampf ums Dasein bald diese, bald jene Form verleihen. Daß jedoch dieser stete kaleidoskopische Wechsel der in der toten Materie herrschenden chemischen und physikalischen Kräfte die Welt der Lebewesen langsam von der Stufe einer Amöbe bis hinauf zum Menschen vervollkommnen konnte, dafür gibt es zurzeit nur eine naturwissenschaftliche Erklärung, die Selection. Ich habe nichts dagegen, wenn man sagt, die natürliche Zuchtwahl gestatte eine »mechanische« Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit, richtiger wäre es jedoch, von einer naturgesetzlichen Erklärung zu sprechen, denn nur der Darwinismus operiert mit den uns bekannten Kräften und Gesetzen der Natur und hält sich frei von metaphysischen Verirrungen.

4. Schlußbemerkungen über die Selection.

Zum Schluß seien noch einige Ansichten diskutiert, welche in Beziehung stehen zur Frage nach dem Geltungsbereiche der Selection

Digitized by Google

a) Wallaces Satz, daß alle specifischen Merkmale nützlich sind oder früher nützlich waren oder in Korrelation mit einer Anpassung stehen, ist eine wertlose Behauptung. Denn da wir über die korrelativen Beziehungen der Organe und über die früheren Lebensbedingungen nichts wissen, so ist damit nur ein Deckmantel für alle indifferenten Charaktere geschaffen. Die Tatsache selbst, daß Specieskennzeichen keine Anpassungen zu sein brauchen, sondern häufig ganz bedeutungslose Unterschiede betreffen, wird damit anerkannt, und mehr hat niemand behauptet. Näher gehe ich hierauf nicht ein, sondern verweise den Leser auf die gegen Wallace gerichteten Ausführungen von Ray Lankester (1896), Gulick (1897) und Hutton (1897 und 1899, S. 69 ff.), wo an einer größeren Zahl von Beispielen gezeigt wird, daß Speciesmerkmale nutzlos sein können und auch nach aller Wahrscheinlichkeit nie einen Nutzen gehabt haben. Für Wallace hat sich meines Wissens neuerdings nur Cockerell (1897, S. 12) ausgesprochen.

b) Die Zuchtwahl ist imstande, gleichzeitig mehrere Anpassungen bei derselben Art zu züchten. Dieser Satz ist eigentlich so selbstverständlich für jeden, welcher etwas biologische Erfahrung besitzt, daß ich ihn nicht aufstellen würde, wenn nicht immer wieder das Gegenteil behauptet würde, so noch neuerdings von Wolff (1898, S. 50). Wenn eine Art einen intensiven Kampf zur Erhaltung ihrer Existenz zu führen hat, so werden in der Regel verschiedene Abänderungen ihr unter den jeweiligen Bedingungen von Vorteil sein können. Ein viel verfolgtes Nagetier kann sich z. B. durch Schnelligkeit, scharfe Sinnesorgane, durch Herstellung oder Aufsuchen besonderer Schlupfwinkel retten. Wandert eine Meeresschnecke aus dem Flachwasser in die Gezeitenzone, so können sich auf die Dauer nur solche Individuen erhalten, welche erstens sich fest ansaugen können, um der Brandung zu widerstehen, bei denen zweitens die Hautdrüsen gut funktionieren, um die Haut vor dem Eintrocknen zu bewahren, und bei denen drittens eine verstärkte Hautatmung möglich ist. Die verschiedensten anatomischen und physiologischen Veränderungen können diesen Bedürfnissen Genüge leisten, und sie alle werden durch Selection erhalten werden.

c) Satz von Gulick und Romanes (1897, S. 34 ff.): Selection per se, d. h. eine bestimmte Form des Kampfes ums Dasein führt nur zu monotypischer Entwicklung, divergente oder polytypische Entwicklung ist erst möglich, wenn eine oder mehrere Formen der Isolation hinzukommen. Dieser Satz

Digitized by Google

ist ohne Zweifel richtig. Eine bestimmte Form des Kampfes ums Dasein merzt alle diejenigen Individuen aus, welche gewisse unbedingt notwendige Charaktere nicht besitzen. Dadurch entsteht ein gemeinsamer, wenngleich innerhalb gewisser Grenzen variabler Typus. Wenn die Extreme nach der einen Seite hin, z. B. alle sehr kleinen Individuen, ausgemerzt werden, so ist die Richtigkeit des Satzes sofort einleuchtend; er gilt aber auch, wenn die Mittelformen vernichtet werden und nun die Extreme nach beiden Seiten übrig bleiben, da in diesem Falle durch Kreuzung immer wieder Mittelformen erzeugt werden, wodurch der Eindruck der Einheitlichkeit des ganzen Typus trotz seiner Variationsbreite erhalten bleibt. Erst wenn irgend ein Isolationsmittel hinzukommt (siehe S. 396 ff.), kann eine Spaltung der Art in zwei oder mehrere Formen erfolgen. Die natürliche Zuchtwahl vermag also eine Art nur nach einer Richtung, wenngleich in verschiedenen Merkmalen, weiter zu entwickeln, sie bewirkt aber an sich nicht eine divergente baumförmige Evolution. Diese resultiert aus geographischer, biologischer oder sexueller Isolation, wobei zu der letzteren auch die alternative Vererbung zu rechnen ist, welche eine Entstehung von Mittelformen verhindert. Um ein Beispiel zu bringen, so erinnere ich daran, daß nach v. Wettstein manche Alpenpflanzen (Gentianen) durch die Heumaht in eine frühblühende und eine spätblühende Rasse gespalten worden sind. Wohl aber kann die Zuchtwahl die Spaltung einer Art in zwei oder mehrere Formen unterstützen, wie aus folgenden Beispielen ersichtlich ist. Wenn von einer Species alle mittelgroßen Exemplare ausgemerzt werden, so bleiben nur die kleinsten und die größten übrig, wobei wir annehmen wollen, daß erstere erhalten bleiben, weil sie sich besonders gut verstecken können, während letztere in ihrer Größe einen genügenden Schutz besitzen. Auf Grund dieser Größendifferenzen werden beide Formen vielleicht geneigt sein, sich voneinander getrennt zu halten, und wenn hierzu noch eine etwas divergente Lebensweise kommt, so können zwei Rassen entstehen, die im Laufe der Zeit zu Arten werden. Von einem in der Färbung sehr variierenden Schmetterling mögen alle braunen Exemplare verschwinden aus irgend einem Grunde, während die hellen und die dunklen Individuen sich erhalten. Entwickelt sich nun infolge dieses Gegensatzes ein Rassegefühl zwischen den hellen Tieren einerseits und den dunklen anderseits, so ist die Spaltung in zwei Arten angebahnt. Eine im Flachwasser lebende Schnecke werde so sehr verfolgt, daß sie sich nur halten kann, wenn sie entweder in die Gezeitenzone oder in das tiefere Wasser überwandert. Damit ist sofort die morphologische Divergenz eingeleitet,

Digitized by Google

wie wir das z. B. an den Chitonen verfolgen können (vgl. meine Abhandlung Teil C, S. 530 ff.).

d) Das Selectionsprinzip darf nicht auf die anorganische Körperwelt übertragen werden. Dieser Satz richtet sich gegen Carl du Prels »Entwicklungsgeschichte des Weltalls«, in welcher der Kampf ums Dasein am Himmelsgewölbe proklamiert wird; gegen J. Walthers »Auslese in der Erdgeschichte« (Jena 1895), welcher eine Selection darin findet, daß eine Gesteinsart oder eine Versteinerung der Zerstörung durch die Atmosphärilien länger widersteht als eine andre, und gegen dieselben Ideen bei Jensen (1907, S. 215). Das Wesen der Selection besteht nicht darin, daß Gebilde von verschiedener Dauer sich voneinander trennen — wenn das der Fall wäre, so würden Tausende von chemischen und physikalischen Prozessen auf Selection beruhen —, sondern ist darin zu sehen, daß durch eine Sonderung erhaltungsfähiger und erhaltungsunfähiger Körper eine Vervollkommnung, ein Fortschritt erzielt wird. Da die unbelebte Körperwelt eines Fortschritts aber überhaupt nicht fähig ist, so kann man bei ihr auch nicht von Auslese sprechen, es sei denn, daß man ausdrücklich betont, daß die organische und die anorganische Auslese vollständig differente Prozesse sind. Damit abe rverliert die letztere jedes allgemeine Interesse. Vgl. S. 11.

Schlußwort.

Die vorstehenden Kapitel werden hoffentlich gezeigt haben, daß ich weit davon entfernt bin, das Selectionsprinzip zu überschätzen und einer »Allmacht der Naturzüchtung« das Wort zu reden. Sie wirft kein Licht auf die Entstehung der elementaren Lebensvorgänge der Assimilation, der Atmung, des Wachstums, der Fortpflanzung und der Empfindung. Variabilität und Vererbung bleiben ihren Ursachen nach ungelöste Rätsel. Zahllose indifferente Merkmale, welche für die Systematik der Arten und höheren Gruppen von größter Bedeutung sind, oder, wie die rudimentären Organe, für die Richtigkeit der Descendenzlehre schlagende Beweiskraft besitzen, hängen mit Selection gar nicht oder nur zum geringsten Teile zusammen. Es ist ferner wahrscheinlich, daß manche einfache Anpassungen und gewisse, meist nützliche Eigenschaften der Organismen, wie die Fähigkeit, sich an Schädlichkeiten zu gewöhnen, trophisch reizbar zu sein und einen Erhaltungstrieb zu besitzen auf Grund von Lust- und Unlustgefühlen, nicht auf

Digitized by Google

Zuchtwahl beruhen, sondern ebenfalls den elementaren Lebenseigenschaften zuzurechnen sind, d. h. sie entstanden zugleich mit den ersten Lebewesen. So wie eine chemische Verbindung auf Grund ihrer Atomstruktur unter bestimmten äußeren Bedingungen eine bestimmte Kristallform annimmt, so besaß schon das erste Protoplasma jene Fundamentalerscheinungen des Lebens, die sich im Aufbau und im Zerfall von Eiweißkörpern äußern. Aber es ist ein Irrtum, diese elementaren Lebensvorgänge als »primäre Zweckmäßigkeit« zu bezeichnen, denn sie führen an sich ebenso oft zu Mißbildungen, Krankheiten und schädlichen Eigenschaften, wie zu zweckmäßigen Einrichtungen. Erst durch die beständige Kontrolle der Selection erhebt sich auf diesen elementaren Fähigkeiten der Wunderbau der organischen Zweckmäßigkeit. Sie lebt in den Organismen nicht beständig als ausnahmslos wirkendes teleologisches Prinzip, wie die Vitalisten behaupten, sondern wird in jeder neuen Situation erworben durch ein großes Verlustkonto unzweckmäßig reagierender Individuen. Erst nachdem diese ausgemerzt sind, vermag die Vererbung den neuen Erwerb festzuhalten, denn er ist nun gesichert vor einer Vermischung mit minderwertigen Merkmalen. Die Selection erklärt nicht, warum einige Individuen eine Leistung vollbringen können, welche Hunderten ihrer Artgenossen versagt ist. Diese organische Grundeigenschaft der Variabilität muß durch zukünftige Forschungen unserm Verständnis näher gebracht werden, und die kräftig aufblühende experimentelle Biologie findet hier ein reiches Feld der Betätigung. Aber daß die Natur jeden Fortschritt der Lebewesen mühsam erkauft und erst über ein Schlachtfeld von Leichen hinweg zur höheren Stufe gelangt, wird durch die kritische Beobachtung absolut sicher bewiesen. Nur ein Anfänger im biologischen Denken kann auf die Idee kommen, daß ein paradiesischer Zustand ohne Kampf ums Dasein jemals existiert habe. Schon die ersten pflanzlichen Lebewesen waren von Schwankungen der Temperatur, des Salz- und Gasgehalts und andern Gefahren beständig bedroht, und die erste tierische Amöbe war auf niederste Pflanzen als Nahrungsquelle angewiesen. So war der Kampf ums Dasein zugleich mit dem ersten lebenden Protoplasmaklümpchen da und hat sich seitdem als Konstitutionalkampf gegen physikalische Hemmnisse aller Art und gegen Parasiten und als interspezieller Kampf der Tiere gegen die Pflanzen völlig unabhängig von jeder Übervölkerung innerhalb einer Art erhalten. Als jene Urorganismen aus der anorganischen Materie entstanden, fanden sie den beständigen Wechsel der äußeren Bedingungen schon vor, und damit setzte das große Regulationsprinzip der Natur, die Selection, sofort

Digitized by Google

ein und hob rein mechanisch, ohne das Eingreifen besonderer finaler Kräfte, die Welt des Lebens zu immer höherer Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit empor. Die in der toten und in der lebenden Materie an sich liegenden Kräfte und Fähigkeiten genügten, um aus der Amöbe im Laufe der Jahrmillionen den Herrn der Schöpfung hervorgehen zu lassen.

So sind Variabilität, Vererbung und Selection die drei organischen Triebkräfte, deren Zusammenwirken das Ansteigen der Organismen von unten nach oben bedingt haben. Jede allein wäre hierzu nicht befähigt gewesen, und daher ist es unrichtig, die eine höher zu bewerten als die andre. Existierte nur Variabilität, so hätte wohl eine Mannigfaltigkeit von Formen entstehen können, aber diese wäre ausschließlich abhängig gewesen von den äußeren Faktoren und hätte daher wie diese ruhelos um einen Ausgangspunkt oscilliert, ein Ansteigen nach einer oder nach vielen Richtungen wäre jedoch unmöglich gewesen. Erst die Vererbung macht die Organismen bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den Schwankungen der Außenwelt, denn ihr Wesen besteht darin, daß die formativen Kräfte überwiegend im Organismus selbst liegen. Damit ist die Möglichkeit gegeben, einen einmal erreichten Zustand festzuhalten. Der Kampf ums Dasein endlich und die Auslese bedingen eine Sonderung unter den erblichen Variationen: die leistungsfähigen bleiben allein erhalten, und so findet die stufenweise Vervollkommnung der Organisation ihre einfache Erklärung, denn höhere Leistungen sind im allgemeinen nur auf Grund einer komplizierteren Struktur möglich.

Fragen wir zum Schluß, ob mit dieser Einsicht unser Erkenntnistrieb völlig befriedigt wird, so ist zunächst zu antworten, daß jede wissenschaftliche Forschung nur bis zu einer Grenzlinie führt, und daß mit der Tiefe der Erkenntnis die Zahl der Probleme und Fragen stetig zunimmt. Eine absolute Wahrheit gibt es auf keinem Gebiete menschlichen Wissens, und nur die Orthodoxie behauptet aus Herrschsucht und Borniertheit sie zu besitzen. So schließt natürlich auch der Darwinismus die biologische Forschung nicht ab, sondern verlangt energisch das Studium der Variabilität und der Vererbung, weil diese zusammen mit dem Selectionsprinzip die stammesgeschichtliche Entwicklung bedingen. Die Lehre von der natürlichen Zuchtwahl bedeutet kein Schlummerkissen, sondern nur einen Schritt vorwärts in dem Bestreben, in die Geheimnisse des Lebens einzudringen. Der richtige Standpunkt ist nach meiner Meinung der, weder von einer »Allmacht« noch von einer »Ohnmacht« der natürlichen Zuchtwahl zu sprechen, sondern sie, so wie

Digitized by Google

es unser großer Meister Darwin tat, als einen wichtigen Faktor zu bezeichnen, welcher zusammen mit andern Kräften die Welt der Organismen regiert.

Das Problem der Artbildung darf nicht einseitig behandelt werden, weder ausschließlich vom Lamarckschen noch vom selectionistischen Standpunkte; nur die Vereinigung beider Prinzipien führt zum Ziele. Auch darin hat Darwin das Richtige getroffen, und ich hoffe, daß die biologische Forschung der nächsten Jahrzehnte zu ihm zurückkehren und ebenso sehr den einseitigen Neo-Lamarckismus von Eimer, Pauly u. a., wie den utrierten Selectionismus von Wallace und Weismann aufgeben wird. Die Vererbungslehre des großen Freiburger Zoologen führt zu unhaltbaren Folgerungen, und wenn sie sich zurzeit auch nicht in allen Punkten streng widerlegen läßt, so neigt sich das Zünglein der Wage doch schon bedenklich zu ihren ungunsten. Da nach ihr alle aktiven Kräfte des Organismus für die Evolution nicht in Betracht kommen, und nur die vom regellosen Spiel der Naturkräfte erzeugten Änderungen des Keimplasmas Bedeutung haben sollen, so werden die Lebewesen zu Automaten degradiert, die selbst keinen Anteil an ihrer phyletischen Weiterentwicklung haben. Diese Auffassung verletzt unser biologisches Empfinden, da wir täglich beobachten können, wie groß der direkte und indirekte Einfluß der Lebensweise auf die Gestalt ist. Der beste Beweis ihrer Unhaltbarkeit aber scheint mir der zu sein, daß Weismann durch sie zur Aufstellung seiner Germinalselection gedrängt worden ist, welche von physiologisch undenkbaren Voraussetzungen ausgeht und daher ein von Anfang an nicht lebensfähiges Kind seiner Phantasie ist. Weismanns große Verdienste sollen durch diese Kritik nicht geschmälert werden, denn auch der Irrtum ist ein Weg des Fortschritts, sobald er als solcher erkannt ist. Und zu dieser Erkenntnis hat uns nicht zum wenigsten die Konsequenz geführt, mit der Weismann seine Grundidee bis zu ihren letzten Folgerungen ausgearbeitet hat.

Digitized by Google

Literatur-Verzeichnis.

In das folgende Verzeichnis sind in erster Linie Schriften aufgenommen worden, die seit 1880 erschienen sind. Aus einer früheren Zeit sind nur besonders wichtige Abhandlungen berücksichtigt worden. Die Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit; manche Schriften werden mir entgangen sein, viele andre sind absichtlich fortgelassen worden, weil sie sich nicht kritisch, sondern einfach referierend und popularisierend über darwinistische Fragen äußern, oder weil sie, wie z. B. die Arbeiten von DENNERT, vom theologischen Standpunkt aus naturwissenschaftliche Probleme behandeln. Ferner sind nur solche Arbeiten hier zusammengestellt worden, welche vom zoologischen oder botanischen Standpunkte aus für oder gegen den Darwinismus und die mit ihm im engsten Zusammenhang stehenden Fragen Stellung nehmen. Endlich sind viele spezielle Arbeiten nur im Text zitiert worden.

Hinsichtlich früher erschienener Verzeichnisse darwinistischer Schriften verweise ich auf:

TASCHENBERG, O., Bibliotheca zoologica II, 1. Leipzig, W. Engelmann, 1881. S. 517—557. (1861—80.)

Die Literaturangaben des »Zoolog. Anzeiger« unter »Descendenzlehre« seit 1879.

SPENGEL, J. W., Die Fortschritte des Darwinismus. Köln, E. H. MAYER. 4 Hefte. 1874, 1875, 1879, 1882. Behandelt die Literatur von 1872—1882. Auch erschienen in KLEIN, Revue d. Naturwiss.

SEIDLITZ, G., Die Darwinsche Theorie. 2. Aufl. Leipzig 1875.

* HOLDER, Fr., Charles Darwin, his life and work. New-York, London 1891.

Ein vorgesetztes * bedeutet, daß mir die Arbeit entweder gar nicht oder nur nach einem Referat, aber nicht im Original bekannt ist.

Um dem Anfänger das Studium dieser fast schon unübersehbar großen Literatur zu erleichtern, habe ich die besonders wichtigen oder auch zur Einführung besonders geeigneten Arbeiten durch ein vorgesetztes † kenntlich gemacht, und zwar auch diejenigen der wichtigsten Gegner.

Alle Freunde der Descendenzlehre seien auf das von Dr. PLÖTZ, Dr. NORDENHOLZ und mir herausgegebene Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie aufmerksam gemacht, welches fortlaufend über alle wichtigen Publikationen referiert. Erschienen sind bis jetzt 4 Bände (à 20 Mk.) der Jahre 1904 bis 1907, Verlag der Archiv-Gesellschaft, Berlin SW 68, Wilhelmstr. 42.

ALDRICH, J. M., Courtship among the flies, in: Amer. Natural. 28, 1894, S. 35—37.

AMMON, OTTO, Der Abänderungsspielraum. Ein Beitrag zur Theorie der natürlichen Auslese, in: Naturw. Wochenschr. 1896. Nr. 12, 13, 14. Auch separat erschienen. Berlin 1896. Dümmlers Verlag. Referat von H. E. ZIEGLER, in: Zool. Ctrbl. 4, 1897, Nr. 2.

ARNIM-SCHLAGENTHIN, Graf VON, Über das Auftreten erblicher Eigenschaften beim Weizen durch äußere Einflüsse. Jahrber. d. Vereinigung d. Vertreter d. angewandt. Botanik 1907 (1906?), S. 182—189.

ASKENASY, E., Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre. Leipzig 1872.

AURIVILLIUS, CHR., Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter, in Bihang Svenska Vet. Akad. Handl. 5, Nr. 25, 1880.

Digitized by Google

Baer, von, K. E., Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaft. Petersburg 1876. Kap. V. Über Darwins Lehre, S. 235—480.

Bailey, L. H., Experimental evolution amongst plants, in: Amer. Natural. 29, 1895, S. 318—325.

—— Neo-Lamarckism and Neo-Darwinism, ibid. 28, 1894, S. 661—678.

—— The survival of the unlike, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia. 35, 1896, S. 88—111.

—— Survival of the unlike. London 1896, p. 516. Referat in: Amer. Natural. 31, S. 140—142.

Baldwin, J. Mark, Organische Selection, in: Biol. Ctrbl. 17, 1897, S. 385—387. Daselbst noch einige Literaturverweise. Derselbe Aufsatz auch in: Nature 55, 1896, S. 558 und in: Revue scient. 24 Juillet 1897, S. 123.

—— A new factor in evolution, in: Amer. Natural. 30, 1896, S. 441—451, 536 bis 553.

Baron, R., Nouvelles considérations théoriques et expérimentales sur la loi Delboeuf, in: Bull. scient. France Belgique 25, 1893, S. 155—173.

—— La loi de Delboeuf, ibid. 22, 1890, S. 122—137.

† Bateson, W., Materials for the study of Variation. London, Macmillan, 1894.

† —— and Miss Saunders, Report I to the Evolution Committee of the Royal Soc. London, Harrison, 1902, 160 S.

—— u. Mitarbeiter, Rep. II, 1905, 154 S. Rep. III, 1906, 53 S.

Beddard, F. E., Animal coloration. London 1892.

Biffen, R. H., Experiments on the breeding of wheats. Rep. III. Internat. Conference on Genetics London 1906, S. 373—377.

Bohm, J. H., Settegasts Lehre von der Individualpotenz kritisch beleuchtet und deren Unhaltbarkeit nachgewiesen. Leipzig, H. Voigt, 1879, 76 S.

Bonnier, G., Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Rev. gen. de Bot. II, S. 513 (nach Zitat).

—— Rech. expér. sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. Sc. nat., Bot. 20, 1894.

Boveri, Th., Die Organismen als historische Wesen. Rektoratsrede. Würzburg, H. Stürtz, 1896.

Braun, Fr., Zur geschlechtlichen Zuchtwahl der Sperlingsvögel, in: J. Ornithol. 47, 1899, S. 293—306.

Braus, H., Experimentelle Beiträge z. Morphologie I, Heft 2: Vorderextremität und Operculum bei Bombinatorlarven. 1906, S. 139—220. Leipzig, W. Engelmann, 1906.

Brooks, W. K., Lamarck and Lyell: a short way with Lamarckians, in: Nat. Sc. 8, 1896, S. 89—93.

—— Lyell and Lamarckism, a Rejoinder, ibid. 9, 1896, S. 115—119.

* —— The law of heredity: A study of the cause of variation and the origin of living organisms. Baltimore 1883.

—— The foundations of zoology. New-York 1898. Macmillan Cy. 345 S.

Brunelli, G., La Metamorfosi degli insetti e la filogenesi dei Coleotteri, in: Rivista Ital. d. Sc. nat. 24, 1904.

* Bumpus, H. C., The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow. Biolog. Lect. Marine Biol. Laboratory Woods Hall. 1896/97. Boston 1898, S. 209—226. Mir war nur ein Referat zugängig in: Revue scient. 22 Avril, 1899, S. 502 unter dem Titel: L'élimination des moins aptes.

v. Buttel-Reepen, H., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, sowie Beitr. zur Lebensweise der solitair. und sozial. Bienen. Leipzig, G. Thieme, 1903. 132 S.

Castle, W. E., Heredity of coat characters in guineapigs and rabbits. Carnegie Institution of Washington, Public. No. 23, 1905, 78 S. 6 Tafeln.

Catchpool, E., An unnoticed factor in evolution, in: Nature 31, S. 4, Nov. 1884.

Digitized by Google

Cesnola, A. P., Preliminary note on the protective value of colour in Mantis religiosa. Biometrica 3, 1904, S. 58.

Chauvin, M. v., Über die Verwandlungsfähigkeit des mexik. Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41, 1885, S. 365—389.

Claparède, E., La sélection naturelle et l'origine de l'homme, in: Rev. Cours sc. 7, 1870, S. 564—571. Besprechung von Wallace, Contributions to the theory of nat. selection.

Claus, C., Über die Wertschätzung der natürlichen Zuchtwahl als Erklärungsprinzip. Vortrag. Wien 1888.

Cockerell, T. D. A., Physiological specific characters, in: Nature 56, 1897, S. 11, 12.

—— The utility of specific characters, ibid. S. 31.

—— Definite variations, ibid. 55, 1896, S. 439.

* Coe, Ch. Cl., Nature versus natural selection. London 1895, S. 591. Ref. in: Nature 53, 1896, S. 386.

Conklin, E. G., Discussion of the factors of organic evolution from the embryological standpoint, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia 35, 1896, S. 78—88.

Cope, E. D., The origin of the fittest, Essays on Evolution. London 1887.

—— The energy of evolution, in: Amer. Natural. 28, 1894, S. 205—219.

† —— The primary factors of organic evolution. Chicago 1896.

Correns, C., Besprechung von de Vries' Mutationstheorie I, in: Bot. Zeitg. 60, 1902, II, S. 3—9.

—— Exper. Untersuch. über d. Entstehung der Arten auf bot. Gebiet. Arch. f. Rassenbiol. I, 1904, S. 27—52.

† —— Über Vererbungsgesetze. Berlin, Bornträger, 1905, 43 S.

Coutagne, G., Rech. expér. sur l'hérédité chez les vers à soie. Bull. scient. France et Belgique 37, 1902, S. 1—194, 9 pl.

* Cramer, Fr., The logic of Darwin, a study in scientific method. Chicago, A. C. McClurg and Co., 1896. Ref. in: Nature 56, 1897, S. 609—611.

Crampton, H. E., Experimental and statistical studies upon Lepidoptera, I Variation and Elimination in Philosamia cynthia. Biometrica 3, 1904, S. 113 bis 130.

—— On a general theory of adaptation and selection. Journ. of exper. Zool. 2, 1905, S. 425—430.

Cuénot, L., Sur une Sole à deux faces colorées. Bull. Station biol. Arcachon 8. 1904/5.

Cunningham, J. T., An experiment concerning the absence of color from the lower sides of flatfishes. Zool. Anzeiger 14, 1891, S. 27—32, mit 1 Abbild.

—— The evolution of flatfishes, in: Nat. Sc. 1, 1892, S. 191—199.

—— Neuter insects and Darwinism, ibid. 4, 1894, S. 281—289.

—— The origin of species among flatfishes, ibid. 6, 1895, S. 169—177, 233—239.

—— Lyell and Lamarckism, a reply to Prof. Brooks, ibid. 8, 1896, S. 326—331.

—— The utility of specific characters, in: Nature 54, 1896, S. 522, 523.

—— The species, the sex and the individual, in: Nat. Sc. 13, 1898, S. 184—192, 233—239.

—— Prof. Weldon's evidence of the operation of nat. selection, ibid. 14, 1899, S. 38—45. Im wesentlichen derselbe Inhalt auch in: Nature 58, 1898, S. 593, 594.

—— Sexual dimorphism in the animal Kingdom. London 1900, 317 S. 32 Textfiguren.

—— Unisexual inheritance. Biol. Ctbl. 22, 1902, S. 1—9, 33—41.

Dahl, Fr., Die Bedeutung der geschl. Zuchtwahl bei der Trennung der Arten, in: Zool. Anz. 12, 1889, S. 262—266.

Darwin, Ch., The sexual colours of certain butterflies, in: Nature 21, 1879/80, S. 237.

Digitized by Google

† Darwin, Ch., Über die Entstehung der Arten. 6. Aufl. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1876.
† —— Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Nach der 2. engl. Ausgabe. Deutsch von J. V. Carus. 2 Bde. Stuttgart 1899.
† —— Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 4. Aufl. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1883.
Davenport, C. B., The animal ecology of the Cold Spring Sandspit. Decennial Publ. University Chicago 10, 1903, S. 157—176.
—— Evolution without mutation. Journ. exper. Zool. 2, 1905, S. 139—143.
† —— Inheritance in poultry. Carnegie Instit. Washington, No. 52, 1906, 104 S., 17 plat.
Deegener, P., Das Duftorgan von Hepialus hectus L. Z. f. wiss. Zool. 71, 1902, S. 276—294.
† Delage, Yves, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895. — 2. éd. 1903, 912 S.
Delboeuf, J., Les mathématiques et le transformisme, in: Rev. scient. 19, 1877, S. 669—679. Desgl.: Ein auf die Umwandlungstheorie anwendbares mathemat. Gesetz, in: Kosmos 2, 1877/78, S. 105—127.
† Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Descendenzproblem. Versuch einer methodolog. Kritik des Erklärungsprinzips u. der botan. Tatsachen des Lamarckismus. Jena, G. Fischer, 1904, 214 S. Ausführl. Ref. in Arch. f. Rassenbiol. 2, 1905, S. 281—287.
—— Über den Begriff des Gedächtnisses in seiner Bedeutung f. d. Biologie. Nat. Wochschr. 4, 1905, S. 657—667.
Dodel-Port, A., Wesen und Begründung der Abstammungs- und Zuchtwahl-Theorie in zwei gemeinverständlichen Vorträgen. Zürich 1877.
Döderlein, L., Phylogenetische Betrachtungen, in: Biol. Ctrbl. 7, 1887, S. 394—402.
† Dohrn, A., Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig 1875.
Dreyer, Ziele und Wege der biol. Forschung. Jena 1892.
Driesch, H., Entwicklungsmechanische Studien VI, in: Z. wiss. Zool. 55, 1893.
—— Die Maschinentheorie des Lebens, in: Biol. Ctrbl. 16, 1896, S. 353—368.
† —— Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig, Barth, 1905, 246 S.
Du Bois-Reymond, E., Darwin versus Galiani. Rede in der öffentl. Sitzung der kgl. preuß. Academie d. Wiss. am 6. Juli 1876. Berlin 1876.

Ehrenfels, Chr. v., Beiträge zur Selectionstheorie. Ann. d. Naturphilos. 3, 1903, S. 71—95.
—— Zur Frage des Selectionswertes kleiner Variationen. Arch. f. Rassenbiol. 1, 1904, S. 190—194.
Eimer, Th., Die Entstehung der Arten. I. Teil. Jena, Fischer, 1888.
† —— Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig, W. Engelmann, 1897. (Teil II der Entstehung der Arten.)
—— Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.
—— Idem. Teil II. Jena 1895.
—— und Fickert, C., Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schwimmvögeln nach der Zeichnung dargestellt, in: Abh. Leop. Carol. Akad. 77, 1901, S. 1—110.
Emery, C., Einige Bemerkungen zu Herrn Dr. G. Wolffs Aufsätze zur Kritik der Darwinschen Lehre, in: Biol. Ctrbl. 10, 1890/91, S. 742—744.
—— Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie, ibid. 13, 1893. S. 397 bis 420. Nr. V, Naturauslese, ibid. 14, 1894, S. 721—727. — 17, 1897. Nr. IX, Variationsrichtungen und Germinalselection, S. 142—146.

Digitized by Google

Engelmann, Über experimentelle Erzeugung zweckmäßiger Änderung der pflanzlichen Chromophylle durch farbiges Licht. Arch. f. Anat. u. Phys. (phys. Abtlg.) 1902.

Ewart, J. C., The experimental study of variation. Rep. Brit. Ass. Advance. Sc. Glasgow 1901 oder Nature 64, 1901, S. 482—88.

Fechner, G. Th., Ideen zur Schöpfungs- und Entwicklungsgeschichte der Organismen. Leipzig 1873. 108 S.

Federley, H., Lepidopterologische Temperaturexperimente. Mit bes. Berücksichtigung der Flügelschuppen. Diss. Helsingfors 1906, 116 S. 3 Taf.

† Fischer, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Z. f. Entomologie 6, 1901, S. 49, 363, 377. — 7, 1902.

—— Über die Ursachen der Disposition und Frühsymptome der Raupenkrankheiten. Biol. Ctrbl. 26, 1906, Nr. 13—16.

Fleischmann, A., Die Descendenzlehre. Leipzig, Georgi, 1901, 274 S.

—— Die Darwinsche Theorie. Gemeinverständliche Vorlesungen. Leipzig. G. Thieme, 1903, 402 S. 26 Textfig.

Focke, W. O., Betrachtungen und Erfahrungen über Variation und Artbildung, Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 1907, S. 68—87.

Forel, A., Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Zool. Jahrb. Suppl. VII, Festschrift f. A. Weismann 1904, S. 571—586.

Francé, R. H., Der heutige Stand der Darwinschen Fragen. Leipzig, Th. Thomas, 1907, 168 S.

Fruwirth, C., Allgemeine Züchtungslehre der landwirt. Kulturpflanzen. 2. Aufl. Mit 27 Textabbild. Berlin, Parey, 1905, 345 S.

Fuchs, R. F., E. Fischers (Zürich) exper. Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entwmech. 16, 1903, S. 651—679.

Gaidukov, N., Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Anh. z. d. Abhlg. Akad. Wiss. Berlin 1902.

—— Die komplementäre chromat. Adaptation bei Pophyra und Phormidium. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1906, 24, S. 1—5. Daselbst weitere Lit.

Galton, Theory of heredity, in: Contemp. Rev. 27, 1876, S. 80—95.

—— Natural Inheritance. London, Macmillan, 1889. 259 S.

Geddes, P. and Thomson, J. A., The evolution of sex. London 1889. XVI u. 322 S. Ref. von V. Haecker in: Biol. Ctrbl. 10, 1890, S. 309—317.

Giard, A., Les mathématiques et le transformisme, in: Revue scient. 19, 1877, S. 771—774.

—— Les facteurs de l'évolution, in: Revue scient. 44, 1881, S. 641—648.

—— The principle of Lamarck and the inheritance of somatic modifications, in: Nature 43, 1891, S. 328—332.

Goebel, K., Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München 1898. Verlag d. Akademie.

Goette, A., Über Vererbung und Anpassung. Rektoratsrede. Straßburg 1898.

—— Lehrbuch der Zoologie. Leipzig, W. Engelmann, 1902.

Groos, R., Die Spiele der Tiere. 2. Aufl. Jena, Fischer, 1907.

Gross, J., Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Ctrbl. 26, 1906, Nr. 13—18.

† Guenther, K., Der Darwinismus und die Probleme des Lebens, zugleich eine Einführung in das heimische Tierleben. Freiburg i. Br. 1904, 460 S.

—— Zur geschlechtl. Zuchtwahl. Arch. f. Rassenbiol. 2, 1905, S. 321—335.

Gulick, J. T., The variations of species as related to their geograph. distribution, illustrated by the Achatinellinae, in: Nature. 18. July 1872.

—— Diversity of evolution under one set of external conditions, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 11, S. 496—505.

—— Divergent evolution through cumulative segregation, ibid. 20, 1888, S. 189—274.

Digitized by Google

Gulick, J. T., Intensive segregation, or divergence through independent transformation, ibid. 23, 1890, S. 312—380.
—— Divergent evolution and the Darwinian theory, in: Amer. J. (3) 39, 1890, S. 21—30.
—— The utility of specific characters, in: Nature 55, 1896/97, S. 508—509.
—— Indiscriminate separation under the same environment, a cause of divergence. Nature, August 14, 1890.
—— Divergence under the same environment as seen in the Hawayian snails. Am. Naturalist 38, 104, S. 494—496.
† —— Evolution, racial and habitudinal. Washington 1905. Carnegie Institution, Publicat. 25, 269 S. 3 Taf. — Ref. Arch. f. Rassenbiol. 3, 1906, S. 264—267.

Haacke, W., Gestaltung und Vererbung. Leipzig, Weigel Nachf., 1893.
—— Aus der Schöpfungswerkstatt. 2. Aufl. Berlin 1897.
Haase, E., Untersuchungen über die Mimikry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden, in: Biblioth. zool. Nr. 8, 1891.
† Haeckel, E., Generelle Morphologie. 2 Bde. 1866. — Neudruck, Berlin, G. Reimer, 1906.
† —— Natürliche Schöpfungsgeschichte. 10. Aufl. 30 Tafeln, 2 Bde. Berlin, G. Reimer.
—— Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jena 1875, H. Dufft.
—— Die Perigenesis der Plastidule. Berlin, G. Reimer, 1876.
Haecker, Val., Über die neueren Ergebnisse der Bastardlehre und ihre Bedeutung für die praktische Tierzucht. Arch. f. Rassenbiol. 1, 1904, S. 321—38.
Halban, J., Die Entstehung der Geschlechtscharaktere, eine Studie über den formativen Einfluß der Keimdrüse. Arch. f. Gynäk. 70, 1903, S. 205—368. — Ref. Arch. f. Rassenbiol. 1, 1904, S. 757—59.
Hamann, O., Entwicklungslehre und Darwinismus. Jena 1892.
† Hartmann, E. v., Wahrheit und Irrtum im Darwinismus. Berlin 1875.
† —— Das Problem des Lebens. Bad Sachsa i. H., 1906, H. Haacke, 440 S. — Teile davon auch in: Annal. d. Naturphilosophie 2, 1903, S. 284—355 und in Arch. f. syst. Philosophie 9, 1903.
Hatschek, B., Entgegnung, betr. die Krise des Darwinismus, in: Wiss. Beilage 15. Jahresber. Philos. Ges. a. d. Univ. Wien S. 35—38. Leipzig 1902.
—— Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig, W. Engelmann, 1905, 44 S.
Headley, F. W., Evolution and the question of chance, in: Nat. Sc. 14, 1899, S. 356—363.
—— Problems of evolution. London 1900, Duckworth, 373 S.
Hegar, A., Korrelationen der Keimdrüsen und Geschlechtsbestimmung, in: Hegars Beitr. z. Geburtshilfe u. Gynäk. 7, 1903.
Heincke, Fr., Naturgeschichte des Herings: I. Die Lokalformen u. d. Wanderungen des Herings. Abh. Deutsch. Seefischerei-Ver. 2, 1898. Separat. Berlin, O. Salle. 26 Taf.
Henslow, G., The origin of species without the aid of natural selection, in: Nat. Sc. 5, 1894, S. 257—264.
* —— The origin of plantstructures by selfadaptation to the environment. London 1895.
* —— The origin of floral structures by insects and other agencies. London 1895.
—— Does nat. selection play any part in the origin of species among plants, in: Nat. Sc. 11, 1897, S. 166—180.
—— Scientific proofs versus apriori assumptions, ibid. 13, 1898, S. 103—108.
—— Mimetic resemblances in animals and plants, ibid. 14, 1899, S. 121—127.
Herbst, C., Vererbungsstudien I—III. Arch. f. Entwmech. 21, 1906, S. 173—305.
Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena, G. Fischer, 1906. 371 Abbild. 649 S.
Hilgendorf, F., Planorbis multiformis im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsber. Berlin. Akad. Wiss. 1866.

Digitized by Google

Hilgendorf, F., Der Übergang des Planorbis multiformis trochiformis zum Pl. mul. oxystomus. Arch. f. Nat. 1901. Suppl. S. 331—346.

* Holder, Fr., Charles Darwin: His life and work. New-York, London, G. P. Putnam's Sons, 1891. Ref. in: Nature 44, 1891, S. 337—339.

Holmes, S. J., The problem of form regulation. Arch. f. Entwmech. 17, 1904, S. 265—305.

Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig, W. Engelmann, 1907. Schlußkapitel (S. 208—241) über »direkte Anpassung«.

Houssay, F., Quelques remarques sur les lois de l'évolution, in: Bull. sc. France Belgique 24, 1892, S. 130—160.

Humphreys, D., On a new variety in the breeds of sheep. Philos. Transact. Roy. Soc. London 1813. Part I, S. 88—95.

Hutton, F. W., The place of isolation in organic evolution, in: Nat. sc. 11, 1897, S. 240—246.

—— The problem of utility, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 26, 1897, S. 330—334.

Hyatt, Alpheus, Lost characteristics, in: Amer. Natural 30, 1896, S. 9—17.

Jacobi, A., Über den Funktionswechsel im Tierkörper. Abh. naturwiss. Ges. Isis. Dresden 1906, S. 108—120.

Jaekel, O., Darwinismus und Descendenzlehre, in: Himmel und Erde. 1898.

—— Über verschiedene Wege phylogenet. Entwicklung, in: Verh. V. internat. Zoologenkongreß in Berlin 1901. Jena 1902, S. 1058—1117. Auch separat. Jena, G. Fischer, 1902.

Jäger, G., In Sachen Darwins. Stuttgart 1874.

—— Die Darwinsche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion. Stuttgart 1869.

Jameson, H. Lyster, On a probable case of protective coloration in the house-mouse, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 26, 1898, S. 465—474.

Jennings, H. S., Behaviour of the lower organisms. — Columbia Univ. Biol. Ser. 10. New-York 1906, 366 S.

Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung. Jena, G. Fischer 1907, 251 S.

† Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selectionsfragen. Jena, G. Fischer, 1903, 68 S.

Jordan, K., On mechanical selection and other problems, in: Novit. zool. 3, 1896, S. 426—525.

—— Reproductive divergence: a factor in evolution? in: Nat. Sc. 11, 1897, S. 317—320.

—— Der Gegensatz zwischen geograph. u. nichtgeograph. Variation. Z. f. wiss. Zool. 83, 1905, S. 151—210. Ref. Arch. f. Rassenbiol. 3, 1906, S. 575—77.

Jordan, D. S., The origin of species through isolation. Science 22, 1905, S. 545—562.

Kammerer, P., Beitr. z. Kenntnis d. Verwandtschaftsverh. v. Salamandra atra u. maculosa. Arch. f. Entwmech. 17, 1904, S. 165—264.

Kane, W. F. de V., Observations on the development of melanism in Camptogramma bilineata, in: Irish Naturalist 5, 1896, S. 74.

Kassowitz, M., Allgemeine Biologie. 2. Vererbung und Entwicklung. Wien 1899.

—— Die Krisis des Darwinismus. Wiss. Beilage 15. Jahrber. philos. Ges. Wien. Leipzig 1902, S. 7—18.

* Keeler, A. Ch., Evolution of the colours of North-American Landbirds, in: California Acad. Sc. San Francisco. 1893.

Kellogg, V. L., Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. J. of exper. Zool. 1, 1904, S. 601—615.

Digitized by Google

Kellog, V. L. and Bell, R. G., Studies of variation in insects. Proc. Washington Acad. Sc. 6, 1904, S. 203—382.

Kellogg, V. L., Darwinism to-day. New-York, H. Holt, 1907, 403 S.

Kennel, v., Studien über sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen. I. Der sexuelle Dimorphismus bei Schmetterlingen und Ursachen desselben, in: Schr. naturforsch. Ges. Dorpat. Nr. 9. 1896. 64 S. Ref. in Biol. Ctrbl. 16, 1896, S. 745 ff.

—— Über eine stummelschwänzige Hauskatze und ihre Nachkommenschaft. Ein Beitrag zur Lehre von der Variation der Tiere. Zool. Jahrb. (Syst.) 15, 1901, S. 219—242.

Kersten, H., Die idealist. Richtung in der modernen Entwicklungslehre mit besonderer Berücksichtigung der Theorien von O. Hamann und E. v. Hartmann. Z. f. Naturwiss. 73, 1901, S. 321—358.

Klebs, G., Über Probleme der Entwicklung. Biol. Ctrbl. 24, 1904, S. 257—267, 289—305.

—— Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, G. Fischer, 1903, 162 S. 28 Textabbild.

—— Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 42, 1905, S. 153—320, 27 Textfig., 1 Taf.

Knatz, L., Über Entstehung und Ursache der Flügelmängel bei den Weibchen vieler Lepidopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 57, I, 1891, S. 49—74.

Koken, Paläontologie und Descendenzlehre. Vortrag. Vers. Deutsch. Naturforscher und Ärzte in Hamburg 1901. Separat. Jena 1902.

Kölliker, A., Über die Darwinsche Schöpfungstheorie, in: Z. wiss. Zool. 14, 1864, S. 174—186.

—— Morphologie und Entwicklung des Pennatulidenstammes, Schlußkapitel, in: Abh. Senckenberg. Ges. Frankfurt 8, 1872, S. 403 ff.

Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. Jena, G. Fischer, 1907, 286 S.

Korschinsky, S., Heterogenesis und Evolution. Vorläuf. Mitt. in Naturw. Wochenschrift 14, 1899, S. 273—278. Die russisch geschriebene ausführl. Arbeit in Mém. Acad. St. Pétersbourg (phys.-math. Kl.) 9, 1900, war mir unverständlich. Ref. Zool. Ctrbl. 10, 1903, S. 13—15. — Deutsche Übersetzung in Flora 1901, Ergänzungsband 89.

Kramer, P., Theorie und Erfahrung. Beiträge zur Beurteilung des Darwinismus. Halle 1877.

Krasan, Fr., Ansichten und Gespräche über die individuelle u. spezif. Gestaltung in der Natur. Leipzig, W. Engelmann, 1903, 280 S.

Krause, E., Über die Nachteile der einseitigen Anpassung, in: Kosmos 19, 1886, S. 161—175.

Krönig, Das Dasein Gottes und das Glück des Menschen, materialistisch-erfahrungsphilosophische Studien, insbesondere über die Gottesfrage und den Darwinismus. Berlin, Staude, 1874.

Kropotkin, P., Mutual aid a factor of evolution. London, W. Heinemann, 1902, 348 S.

Kühn, J., Das Studium der Landwirtschaft a. d. Univ. Halle. Festschrift. 1888.

† Lamarck, J., Zoologische Philosophie. Nebst einer biograph. Einleitung von Ch. Martins, übersetzt von A. Lang. Jena, H. Dabis, 1876, 511 S.

Lameere, A., L'évolution des ornements sexuels. Bull. Acad. roy. Belgique (Cl. d. sc.) No. 12, S. 1327—1364, 1904.

Lang, A., Vorversuche zu Untersuch. über die Varietätenbildung v. Helix hortensis u. nemoralis. Festschr. z. 70. Geburtstag v. E. Haeckel. Jena 1904, S. 439—506.

—— Über die Mendelschen Gesetze, Arten- u. Varietätenbildung, Mutation u. Variation, insbes. bei unsern Hain- u. Gartenschnecken. Verh. Schweizer naturforsch. Ges. Luzern 1905. Separat. Luzern, H. Keller, 1906, 48 S. 3 Taf.

Digitized by Google

Lankester, E. Ray, Panmixia, in: Nature 42, 1890, S. 5 u. 52.
—— The utility of specific characters, ibid. 54, 1896, S. 365, 366.
Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, Barth, 1906, 324 S.
Lönnberg, E., On hybrid Hares between Lepus timidus L. and Lepus europaeus Pall. from Southern Sweden. Proc. Zool. Soc. London 1905, S. 278–287.
† Lotsy, J. P., Vorlesungen über Descendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botan. Seite der Frage. Teil I. Jena, G. Fischer, 1906, 384 S. 2 Taf., 124 Textfig.

Mac Dougal, T., Mutation im Pflanzenreich. Naturwiss. Wochenschr. 3, 1905, S. 945—952.
—— Mutants and hybrids of the Oenotheras. Carnegie Inst., Public. No. 24. Washington 1905.
Magnus-Levy, A., Organtherapie und innere Secretion. Berlin, Simion Nachf., 1906, 40 S.
* Marshall, Arth. Milnes, Lectures on the Darwinian Theory. London 1894. Ref. in: Nature 52, 1895, S. 219.
Mc Cracken, J., Occurrence of a sport in Melasoma (Lina) scripta and its behavior in heredity. Journ. of exper. Zool. 4, 1907, S. 221—238. 1 Taf.
Mehnert, E., Kainogenese, eine gesetzmäßige Abänderung der Embryonalentfaltung. Morphol. Arb. von Schwalbe 7, 1891, S. 1—156.
—— Biomechanik erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese. Jena 1898. 177 S.
† Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker der exakt. Wiss. Nr. 121. Leipzig, W. Engelmann, 1901.
Metcalf, M., An outline of the theory of organic evolution. New-York, Macmillan, 1904, 204 S. Viele Abbild.
—— The influence of plasticity of organisms upon evolution. Science 23, 1906, S. 786–787.
Minot, Ch. S., Vererbung und Verjüngung, in: Biol. Ctrbl. 15, 1895, S. 571—587.
Mivart, George St., On the genesis of species. 2. Aufl. London 1871.
Moebius, K., Können die Tiere Schönheit wahrnehmen und empfinden. S. B. preuß. Akad. Wiss. Berlin, 1906, S. 302—310.
Montgomery, Th., The analysis of racial descent in animals. New-York, Holt & Co., 1906, 311 S.
Mayer, A. G. and Soule, C. G., Some reactions of caterpillars and moths. J. of exper. Zool. 3, 1906, S. 415—434.
Moll, J. W., Die Mutationstheorie. Biol. Ctrbl. 22, 1902, S. 582—596. (Bedeutung der Theorie.)
Morgan, Lloyd C., Animal life and intelligence. London 1890/91.
Morgan, Th. H., Regeneration. Deutsch u. vervollständigt von M. Moszkowski. 2. Aufl. 77 Textfig. Leipzig, W. Engelmann, 1907, 437 S.
—— Evolution and adaption. New-York, Macmillan, 1903, 470 S.
—— Are the germcells of Mendelian hybrids »pure«? Biol. Ctrbl. 26, 1906, S. 289—296.
Morris, Ch., Intelligent selection, in: Amer. Natural. 22, 1888, S. 145—150.
Müller, R., Biologie u. Tierzucht. Stuttgart, Enke, 1905.
Mutation theory of organic evolution, Six addresses given before the Amer. Soc. of Naturalists at Philadelphia. Science 21, 1905, S. 521—543.

† Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, Leipzig 1884. 822 S.
—— Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865.
Neumayr, M., Die Stämme des Tierreichs. I. Wirbellose Tiere. Wien und Prag 1889.
—— und Paul, Die Congerien- und Paludinenschichten Westslavoniens. Abh. geolog. Reichsanstalt Wien. 7. 1875.

Digitized by Google

NORMAN DOUGLASS, G., On the Darwinian hypothesis of sexual selection, in: Nat. Sc. 7, 1895, S. 326–332, 398—406.
NOTHNAGEL, H., Die Anpassung der Organismen bei pathologischen Veränderungen, in: Wiener medizin. Blätter 17, 1894, S. 159—163.
NUSSBAUM, M., Mutationserscheinungen bei Tieren. Bonn, Cohen, 1906, 24 S.
NUTTING, C. C., Some of the causes and results of polygamy among the Pinnipedia, in: Amer. Natural. 25, 1891, S. 103—112. (Zusatz dazu von TH. GILL, S. 495, 496.)

ORTMANN, A. E., On natural selection and separation, in: Proc. Amer. phil. Soc. 35, 1896, S. 175—192.
OSBORN, H. F., The palaeont. evidence for the transmission of acquired characters, in: Amer. Natural. 23, 1889, S. 561—566.
—— Are acquired variations inherited? ibid. 25, 1891, S. 191—216.
—— The difficulties in the heredity theory, ibid. 26, 1892, S. 537—567.
—— Alte und neue Probleme der Phylogenese, in: Ergeb. Anat. Entw. 3, 1893, S. 584—619.
—— Certain principles of progressively adaptive variation observed in fossil series, in: Nature 30 August 1894.
—— The hereditary mechanism and the search for the unknown factors of evolution, in: Biol. Lectures Woods Holl. Boston. — Abdruck in: Amer. Natural. 29, 1895, S. 418—439.
—— The limits of organic selection, in: Amer. Natural. 31, 1897, S. 944—951.
* —— From the Greeks to Darwin, an outline of the development of the evolution idea. London, New-York, Macmillan, 1895. Ref. in: Nature 52, 1895, S. 361—363.
OSTWALD, W., Vorlesungen über Naturphilosophie. Leipzig, Veit & Comp., 1902, 457 S.
OUDEMANS, J. TH., Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen, in: Zool. Jahrb. 12, Syst., 1899, S. 72—88.

PACKARD, ALPH. S., On certain factors of evolution. in: Amer. Natural. 22, 1888, S. 808—821.
* PASCOE, P. FR., The Darwinian theory of the origin of species. London, Guerney and Jackson, 1890. Ref. in: Nature 43, 1891, S. 409—412.
PAULKE, W., Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. (Anat.) 14, 1900, S. 177—202.
PAULY, A., Wahres und Falsches an Darwins Lehre. München, Reinhardt, 1902, 18 S.
—— Darwinismus und Lamarckismus. München, Reinhardt, 1905, 335 S.
* PEARSON, K., The chances of death, and other studies in evolution. 2 vols. 8°. SS. XII, 380 and IV, 460. London, Edward Arnold, 1897. 25 s.
—— Idem. Referat von W. F. R. WELDON in: Nat. Sc. 11, 1897, S. 50—54, gegen welches PEARSON ibid. S. 115 ff. einige Bemerkungen macht.
—— The utility of specific characters, in: Nature, 54, 1896, S. 460, 461.
—— Reproductive selection, in: Nat. Sc. 8, 1896, S. 321—325.
—— Grammar of science. 2. ed. London, Black, 1900.
PECKHAM, GEORGE W. and ELIZABETH G., Additional observations on sexual selection in Spiders of the family Attidae, with some remarks on Mr. WALLACE's theory of sexual ornamentation. Milwaukee 1890; und in: Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin 1, No. 3, 1890, S. 117—151.
* —— Observations on sexual Selection in spiders of the family Attidae, ibid. 1. wahrscheinlich Nr. 1, 1889, jedenfalls um S. 43 herum (nach Zitat).
PETERSEN, W., Entstehung der Arten durch physiolog. Isolierung. Biol. Ctrbl. 23, 1903, S. 468—477.
—— Die Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge und ihre Bedeutung für die Artbildung. Mém. Acad. imp. St. Pétersbourg (Cl. phys.-math.) 16, 1904, 84 S.

Digitized by Google

Petersen, W., Über die Bedeutung der Generationsorgane f. d. Entstehung d. Arten. C. R. VI Congrès Internat. Zool. Berne 1904, S. 213—224.
—— Über beginnende Artdivergenz (Hadena adusta). Arch. f. Rassenbiol. 2, 1905, S. 641—662. 10 Textfig.
Pfeffer, G., Die Umwandlung der Arten, ein Vorgang funktioneller Selbstgestaltung, in: Verh. naturw. Ver. Hamburg (3) 1, 1894.
—— Über die Umwandlung der Arten auf Grund des Überlebens eines verschieden gearteten Durchschnitts je nach dem Wechsel der Lebensbedingungen, in: Verh. deutsch. zool. Ges. 3, 1894, S. 57—69.
Pflüger, E., Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur, in: Arch. ges. Physiol. 15, 1877, S. 57—103.
Pictet, A., L'influence des changements de nourriture de chenilles sur le développement de leur papillons. Arch. des sc. phys. et nat. (IV) 14, 1902, Genève, S. 537—540.
—— Variations des papillons provenant des changements d'alimentation de leur chenilles ibid. 15, 1903, S. 98—101. — 16, 1903, S. 585—588.
Piepers, M. C., Die Farbenevolution (Phylogenie der Farben) bei den Pieriden. Tijdschr. nederl. dierkundige Vereeniging (2) 5, 1898, S. 70—289.
—— Thesen über Mimikry. Verh. internat. Zool.-Kongreß Berlin 1901. Jena 1902, S. 340—355.
—— Mimikry, Selection, Darwinismus. Erklärung seiner Thesen über Mimikry. Leiden, Brill, 1903, 452 S.
—— Noch einmal Mimikry, Selection, Darwinismus. Leiden, Brill, 1907, 481 S.
Plate, L., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zoolog. Jahrb., Suppl. IV, V. Fauna chilensis 1897—1901.
—— Besprechung von Jaekels Schrift, über verschiedene Wege phylogenet. Entwicklung. Naturwiss. Wochenschr. 18 (N. F. 2), 1902, S. 101—103.
—— Ein moderner Gegner der Descendenzlehre. Biol. Ctrbl. 1901, Nr. 5, 6. (Gegen Fleischmann.)
—— Prof. A. Fleischmann über die Darwinsche Theorie ibid. 23, 1903, S. 601—613.
—— Descendenztheoretische Streitfragen ibid. S. 665—678, 704—720, 741—757. (Gegen Jaekel.)
—— Gibt es ein Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität? Arch. f. Rassenbiol. 1, 1904, S. 641—655. (Gegen Rosa.)
—— Die Mutationstheorie im Lichte zoolog. Tatsachen. C. R. VI Congrès internat. Zool. Berne 1904. Genève 1905, S. 204—212.
—— Darwinismus kontra Mutationstheorie. Arch. f. Rassenbiol, 3, 1906, S. 183 bis 200. (Gegen Morgan.)
—— Hatscheks neue Vererbungshypothese. Biol. Ctrbl. Festschrift f. Rosenthal, 1906, S. 91—100.
—— Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1906, S. 127—136. 1 Taf.
† —— Über Vererbung und die Notwendigkeit einer Versuchsanstalt für Vererbungs- und Züchtungskunde. Arch. f. Rassenbiol. 3, 1906, S. 777—796.
—— Weitere Bemerkungen zur Hatschekschen Generatültheorie und zum Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Ctrbl. 27, 1907, S. 638—651.
—— Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geograph. Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln. I. Die Schale. Mit 5 Taf., 1 Karte. Arch. f. Rassenbiol. 4, 1907, S. 433—470, 581—614.
—— Ultramontane Weltanschauung und moderne Lebenskunde, Orthodoxie und Monismus. Die gegen Wasmann, S. J., in Berlin gehaltenen Reden. Herausgeg. von L. Plate. Jena, G. Fischer, 1907, 146 S.
Platt, Ball W., Natural selection and Lamarckism, in: Nat. Sc. 2, 1893, S. 337—349.
—— Neuter Insects and Lamarckism, ibid. 4, 1894, S. 91—97.
Plötz, A., Die Tüchtigkeit unserer Rasse und der Schutz der Schwachen. Berlin, S. Fischer, 1895, 240 S.

Digitized by Google

Poulton, E. B., The colours of animals. London 1890.
* —— Theories of evolution, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist. 26, 1894.
* —— Charles Darwin and the theory of nat. selection. London 1896. Ref. in: Nature 55, 1897, S. 289.
—— Nat. selection the cause of mimetic resemblances and common warning colours, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 26, 1898, S. 558—612.
—— Mimicry and nat. selection, in: Verh. V. Internat. Zool.-Kongreß Berlin. Jena 1902, S. 171—179.
—— and Saunders, C. B., Experim. inquiry in to the struggle for existence in certain common insecst. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. at Bristol 1898. London 1899, S. 906—909.

Rabl, C., Über die züchtende Wirkung funktioneller Reize. Rektoratsrede Leipzig, W. Engelmann, 1904. 44 S.
Reichenau, W. v., Über den Ursprung der sekund. männlichen Geschlechtscharaktere, insbesondere bei den Blatthornkäfern, in: Kosmos 10, 1881/82, S. 172—194. Mit 1 Taf.
Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Ctrbl. 22, 1902, Nr. 14, 15.
Reid, Archdall G., A theory of retrogression, in: Nat. Sc. 13, 1898, S. 396—405.
Reinke, J., Die Welt als Tat. Umrisse einer Weltansicht auf naturwiss. Grundlage. Berlin, Gebrüder Paetel, 1899.
—— Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin, Gebrüder Paetel, 1901, 637 S.
—— Über Deformation von Pflanzen durch äußere Einflüsse. Botan. Ztg. 1904, Heft 5/6. 1 Taf.
Rhoads, N. S., Probable causes of polygamy among birds, in: Amer. Natural. 24, 1890, S. 1024—1036.
Rignano, E., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Zentroepigenese. Neue Bearbeitung u. Erweiterung der franz. Ausgabe. Leipzig, W. Engelmann, 1907, 399 S.
Rörig, A., Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entwmech. 8, 1899, S. 332—447.
—— Geweihentwicklung und Geweihbildung. Arch. f. Entwmech. 11. Autoref. über beide Arb.: Naturw. Wochenschr. N. F. 1, 1901, S. 49—52.
Röse, C., Beiträge zur europ. Rassenkunde und die Beziehungen zwischen Rasse und Zahnverderbnis. Arch. f. Rassenbiol. 2, 1905, S. 689—798; 3, 1906, S. 42—134.
Rolph, W. H., Biolog. Probleme zugleich als Versuch zur Entwicklung einer rationellen Ethik. Leipzig, W. Engelmann, 1884. 2. Aufl. 238 S.
Romanes, G., Natural selection and dysteleology, in: Nature 9, 1874, S. 361—362.
—— Rudimentary organs, in: Nature 9, 1874, S. 440—441.
—— Disuse as a reducing cause in species, ibid. 10, 1874, S. 164.
—— Physiological selection, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 19, 1886, S. 337—411. (Ein Auszug hiervon ist: Physiol. Selection, an additional suggestion on the origin of species, in: Nature 34, S. 314, 336, 362.)
—— Physiolog. Selection, in: Nineteenth Cent. 21, 1887, S. 59—80.
—— Panmixia, in: Nature 41, 1890, S. 437—439 und 42, 1890, S. 79—80.
† —— Darwin und nach Darwin. V. 1. Die Darwinsche Theorie, deutsch von B. Vetter. Leipzig, W. Engelmann, 1892. — V. 2. Darwinistische Streitfragen (Vererbung, Nützlichkeit), deutsch von B. Nöldeke. 1895. — V. 3. Darwinistische Streitfragen (Isolation, physiol. Auslese), deutsch von demselben. 1897.
—— Mr. H. Spencer on natural selection, in: Contemp. Rev. 63, 1893, S. 499—517
—— A Note on Panmixia, ibid. 64, S. 611—612.
—— Panmixia, in: Nature 49, 1893/94, S. 599, 600.

Digitized by Google

Rosa, D., La riduzione progressiva della variabilita i suoi rapporti coll' estinzione e coll'origine delle specie. Torino 1899, 139 S. Deutsche Übersetzung von H. Bosshard. Jena 1903, 106 S.

Roux, W., Über die Leistungsfähigkeit der Prinzipien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmäßigkeiten des tierischen Organismus. Breslau 1880. Ges. Abhandl. 1, Nr. 3, S. 102—133.

† —— Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. Ges. Abhandl. 1, Nr. 4, S. 135—422.

—— Der züchtende Kampf der Teile im Organismus. Autoreferat über die vorige Abhandlung, in: Biol. Ctrbl. 1881, S. 241—251. Ges. Abhandl. Nr. 5, S. 423—437.

—— Über die Selbstregulationen der Lebewesen. Arch. f. Entwmech. 13, 1902, S. 610—650.

—— Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biolog. Wissenschaft. Heft 1 der »Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik«. Leipzig, W. Engelmann, 1905, 283 S.

Rümker, K., Anleitung zur Getreidezüchtung auf wissenschaftl. u. prakt. Grundlage. Berlin, Parey, 1889.

Ryder, J. A., A geometrical representation of the relative intensity of the conflict between organisms, in: Amer. Natural 26, 1892, S. 923—929.

Samter, M. u. Heymons, R., Die Variationen bei Artemia salina und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Anhang z. d. Abhdlg. Akad. Wiss. Berlin 1902, S. 1—62.

Sarasin, P. u. F., Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899.

Saunders, E. R., Certain complications arising in the crossbreeding of stocks. Rep. III Internat. Conference 1906 on Genetics. London, R. Horticultural Soc., S. 143—147.

Schauinsland, H., Ein Besuch auf Molokai, der Insel der Aussätzigen. Abh. Nat. Ver. Bremen 16, 1900 (sep. Bremen, Nössler). 33 S.

Schilde, J., Frühlingsbeobachtungen über die naturimmanente Erzeugung der Flügelpracht und Anpassung von Schmetterlingen, in: Entomol. Nachr. 10, 1884, S. 141—147.

—— Selectionskritische Seitenblicke ins Insektenleben auf nordischen Mooren, ibid. S. 3—9.

Schimkewitsch, M., Die Mutationslehre u. die Zukunft der Menschheit. Biol. Ctrbl. 26, 1906, S. 37—46, 65—76, 97—115.

Schneider, K. C., Über den heutigen Stand der Descendenztheorie. Wiener klinische Rundschau 1904, Nr. 5—7. Separat 22 S.

† —— Einführung in die Descendenztheorie. 6 Vorträge. Jena, G. Fischer, 1906, 147 S. 2 Taf., 108 Fig. Ref. Arch. f. Rassenbiol. 4, 1907, S. 93—95.

—— Vitalismus, elementare Lebensfunktionen. Leipzig, Deuticke, 1903, 314 S. 40 Fig.

Schröder, Chr., Die Variabilität der Adalia biunctata, gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenzlehre. Allg. Zeitschr. f. Entomol. 6, 1901; 7, 1902.

—— Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata, gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenzlehre, ibid. 8, 1903. Ref. Arch. f. Rassenbiol. 1, 1904. S. 138—142.

—— Kritische Beiträge zur Mutations-, Selections- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren, ibid. 9, 1904.

Schwalbe, Eröffnungsrede auf der Straßburger Anat. Vers., in: Anat. Anz. 14, 1898. Suppl. S. 2—15.

Schwendener, Über den gegenwärtigen Stand der Descendenzlehre in der Botanik, Naturwiss. Wochenschrift 2, 1902, S. 124 ff.

Scott, W. B., On variations and mutations. Amer. J. of Sc. 48, 1894, S. 355—374.

† Seidlitz, G., Die Darwinsche Theorie. Dorpat 1871. 2. Aufl. Leipzig 1875.

Digitized by Google

Seidlitz, G., Beiträge zur Descendenztheorie. Enthält: 1. Die chromatische Funktion als natürliches Schutzmittel. 2. Baer u. die Darwinsche Theorie. Leipzig 1876.

Seitz, Ad., Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Teil: Fortpflanzung, in: Zool. Jahrb. 7. (Syst.) 1893, S. 823—851.

† Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organ. Geschehens. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1904, 353 S.

—— Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Ctrbl. 25, 1905, Nr. 8.

—— Kritik und Antikritik der Mneme. Arch. f. Rassenbiol. 4, 1907, S. 201—211.

—— Beweise f. d. Vererbung erworbener Eigenschaften, ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie, ibid. 4, 1907, S. 1—46.

Semper, M., Über Konvergenzerscheinungen bei fossilen Brachiopoden, in: Neues Jahrb. Min. 1, 1899, S. 231—254, Tab. 15—17.

Shitkow, B. M., Über einige Fälle von Variabilität höherer Wirbeltiere. Zool. Jahrb. (Syst.) 25, 1907, S. 268—319.

Solms-Laubach, Graf v., Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig, A. Felix, 1905, 243 S.

Spencer, H., Die Faktoren der organischen Entwicklung, in: Kosmos 1, 1886, S. 241—272, 321—347.

—— The inadequacy of »natural selection«, in: Contemp. Rev. Febr., March 1893, S. 153—166, 439—456. Deutsch: Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl, in: Biol. Ctrbl. 13, 1893, S. 696, 705, 737 und Nachschrift 14, 1894, S. 230, 259.

—— Prof. Weismann's theories, in: Contemp. Rev. May 1893.

—— A rejoinder to Prof. Weismann, in: Contemp. Rev. 64, Dec. 1893, S. 893—912.

—— Weismannism once more, ibid. 66, Oct. 1894, S. 592—608.

† —— Principles of Biology 1. Revised and enlarged edition. London 1898. Der Appendix B S. 602—691 enthält einen Abdruck der vier vorstehenden Aufsätze unter dem Titel: The inadequacy of nat. Selection.

Spengel, J. W., Zweckmäßigkeit und Anpassung. Akad. Rede. Gießen 1898 und Jena, G. Fischer, 1898.

—— Charles Robert Darwin, in: Biol. Ctrbl. 2, 1882, S. 417—435.

Spitzer, H., Beiträge zur Descendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft. Leipzig, Brockhaus, 1886.

Spuler, A., Kritisches Referat über Weismann, Germinalselection, in: Biol. Ctrbl. 18, 1898, S. 753—767.

—— Referat über Weismann, Neue Gedanken zur Vererbungsfrage, ibid, S. 203 bis 208.

Standfuss, M., Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidoptera vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Insektenbörse 16, 1899. 4 Taf.

—— Die Resultate 30jähriger Exper. mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verh. Schweizer naturforsch. Ges., Vers. in Luzern 1905.

—— Handbuch der paläarkt. Großschmetterlinge. 2. Aufl. Jena 1896.

Steinach, E., Untersuchungen zur vergl. Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen, in: Arch. ges. Physiol. 56, 1894, S. 304—338.

Stolzmann, Jean, Quelques remarques sur le dimorphisme sexuel, in: Proc. zool. Soc. London 1885, S. 421—432.

* Syme, D., On the modification of organisms. London, Kegan Paul, Trench and Co., 1890. Ref. in: Nature 43, 1891, S. 529, 530.

Tayler, J. Lionel, The study of variations, in: Nat. Sc. 12, 1898, S. 231—238.

—— The scope of nat. selection, in: Nat. Sc. 15, 1899, S. 114—129, 183—197.

Thomson, J. Arthur, The endeavour after wellbeing, in: Nat. Sc. 8, 1896, S. 21—26.

Todd, J. E., Directive coloration in animals, in: Amer. Natural. 22, 1888, S. 201—207.

Digitized by Google

Tornier, G., Über Hyperdactylie, Regeneration u. Vererbung. Arch. f. Entwmech. 3, S. 469—476; 4, 1896, S. 180—210.
—— a) Der Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration, ibid. 22, 1906, S. 348—369.
—— b) Der Kampf der Gewebe im Regenerat bei Mißverhalten des Unterhautbindegewebes, ibid. S. 461—472.
Tschermak, E., Die Kreuzung im Dienste der Pflanzenzüchtung. Jahrb. deutsch. Landwirtschafts-Ges. 20, 1905, S. 325—338, mit weiteren Angaben über die Arb. d. Verf.
—— Die Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstl. Kreuzung. Z. für das landwirtschaftl. Versuchswesen in Österreich 1906.

Unbehaun, J., Versuch einer philosophischen Selectionstheorie. Jena 1896. 150 S. Ref. in: Nature 56, 1897, S. 49, 50.

Vernon, H. M., Reproductive divergence, an additional factor in Evolution, in: Nat. Sc. 11, 1897, S. 181—189.
—— Reproductive divergence: A rejoinder, ibid. S. 404—407.
—— Variation in animals and plants. London 1903. Internat. scient. Ser. Nr. 88. 415 S.
Virchow, R., Über den Transformismus. Vortr., gehalten auf d. Naturf.-Vers. Wiesbaden. Abdruck in: Biol. Ctrbl. 7, 1887, S. 545—561.
—— Descendenz und Pathologie, in: Arch. Pathol. 103, 1886. Abdruck in: Biol. Ctrbl. 6, 1886, S. 97—108, 129—137, 161—178.
—— Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiolog. und patholog. Gewebelehre dargestellt. 4. Aufl. 1871.
Voigt, W., Die Ursachen des Aussterbens von Planaria alpina im Hunsrückgebirge und von Polycelis cornuta im Taunus. Verh. d. Nat. Ver. Rheinlande u. Westfalen 58, 1901.
—— Die Ursachen des Aussterbens von Planaria alpina im Hunsrück und im Hohen Venn, ibid. 62, 1905.
† de Vries, H., Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreiche. I. Die Entstehung der Arten durch Mutation. Leipzig, Veit & Co., 1901. 648 S., zahlreiche Abbild., 8 farb. Taf.
† —— Bd. II. Elementare Bastardlehre. Leipzig 1903. 752 S., zahlr. Abbild. 4 Taf.
—— Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Hamburg 1901.
—— Ein Vergleich zwischen natürl. u. künstl. Zuchtwahl. Umschau 8, 1904, S. 801—803.
—— Über die Dauer der Mutationsperiode bei Oenothera lamarckiana. Ber. deutsch. bot. Ges. 23, 1905, S. 382—387.
—— Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirt. Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selectionstheorie. Arch. f. Rassenbiol. 3, 1906, S. 325—358.
† —— Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. An der Univ. v. Kalifornien gehalt. Vorles. Deutsch von H. Klebahn. Berlin, Borntträger, 1906, 530 S., 53 Fig.

Waagen, W., Die Formenreihe des Ammonites subradiatus, in: Beneckes Geognost.-paläont. Beiträge 2, 1869, S. 179—256.
Wagner, M., Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig 1868.
† —— Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. Basel, B. Schwabe, 1889, 667 S.
Wagner, A., Der neue Kurs in der Biologie. Allg. Erörterungen zur prinzipiellen Rechtfertigung der Lamarckschen Entwicklungslehre. Stuttgart 1907. 96 S.

Digitized by Google

† Wallace, A. R., Contributions to the theory of natural selection. London, Macmillan, 1870.
† —— Darwinism. London 1889. Ref. von Ray Lankester, in: Nature 40, 1889, S. 566—570.
—— Are individually acquired characters inherited? in: Fortnightly Rev. 53, 1893, S. 490—498.
—— Rev. George Henslow on natural selection, in: Nat. Sc. 5, 1894, S. 177—183.
—— The problem of utility: are specific characters always or generally useful? in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 25, 1896, S. 481—496.
—— The utility of specific characters, in: Nature 59, 1898/99, S. 246.
Warming, E., Lehrbuch d. ökolog. Pflanzengeographie. Deutsch v. E. Knoblauch. Berlin, Bornträger, 1896, 412 S.
Wasmann, E., Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Biol. Ctrbl. 21, 1901, S. 689—711, 737—752.
—— Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynentheorie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1902, S. 98—108.
—— Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. Freiburg i. B. 1904, 323 S., 4 Taf. 3. Aufl. 1906, 530 S., 7 Taf.
Weismann, A., Über die Berechtigung der Darwinschen Theorie. Leipzig 1868.
† —— Über den Einfluß der Isolierung auf die Artbildung. Leipzig 1872.
† —— Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena, Fischer, 1892.
—— Aufsätze über Vererbung und verwandte biolog. Fragen. Jena, G. Fischer, 1892. (Aus der Zeit von 1882—1891.)
—— Die Allmacht der Naturzüchtung, eine Erwiderung an H. Spencer. Jena. Auch erschienen englisch: Allsufficiency of nat. selection, in: Contemp. Rev. 64, 1893, S. 309—338, 596—610.
—— Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.
—— Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.
† —— Über Germinal-Selection, in: C. R. 3 Congrès internat. Zool. Leyden und Jena, Fischer, 1896.
—— Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration, in: Anat. Anz. 15, 1899, 31 S.
† —— Vorträge über Descendenztheorie. 2 Bände. Jena, G. Fischer, 1902. 2. Aufl. 1904.
—— R. Semons »Mneme« und die »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Arch. f. Rassenbiol. 3, 1906, S. 1—27.
Welch, W. H., Adaption in the pathological process. Science N. S. 5, 1897, S. 813–832.
† Weldon, F. R., An attempt to measure the death rate due to the selective destruction of Carcinus maenas with respect to a particular dimension, in: Proc. Roy. Soc. London 57, 1895, S. 360—379 (wird verbessert durch die Arbeit von 1898).
—— Address to the Zool. Section of the British Assoc. for Advanc. Sc. Bristol 1898. Abdruck in Nature 58, 1898, S. 499–506.
—— Erwiderung auf die Einwürfe von Cunningham, ibid. S. 595—596.
—— Prof. de Vries on the origin of species. Biometrica 1, 1901/2, S. 365—375.
Wettstein, R. v., Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Vortrag auf der 74. Vers. deutsch. Naturforscher u. Ärzte in Karlsbad. Separat Jena 1903.
—— Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse, betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche. Ber. deutsch. bot. Ges. 18, 1900.
—— Descendenztheoret. Untersuchungen. I. Über den Saisondimorphismus im Pflanzenreiche. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien 1900.
—— Über direkte Anpassung. Almanach d. k. Akad. Wiss. Wien 1902.
—— Die Stellung der modernen Botanik zum Darwinismus. Wiss. Beilage 15. Jahresber. philosoph. Ges. a. d. Univ. Wien. Leipzig 1902, S. 21—32.

Digitized by Google

Wiener, O., Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur, in: Ann. Physik 55, 1895; Abdruck auch in Eders Jahrb. Photogr. 1896.

† Wigand, A., Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Braunschweig 1, 1874; 2, 1876; 3, 1877.

Wille, N., Über die Schübelerschen Anschauungen, betr. die Veränderung der Pflanzen in nördl. Breiten. Biol. Ctrbl. 25, 1905, S. 561 – 574.

Wolff, G., Der gegenwärtige Stand des Darwinismus. (Vortrag.) Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1896.

† —— Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre. (Gesammelte Aufsätze aus dem Biol. Ctrbl.) Leipzig, Georgi, 1898.

—— Erwiderung auf Herrn Prof. Emerys »Bemerkungen über meine »Beiträge« in Biol. Ctrbl. 11, 1891, S. 321–330.

—— Mechanismus und Vitalismus. Leipzig, G. Thieme, 1902, 36 S. 2. Aufl. 1906, 53 S.

† Ziegler, H. E., Über den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie. Jena, G. Fischer, 1902.

—— Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Zool. Jahrb. Suppl. 7 (Festschr. f. A. Weismann), 1904, S. 700–726.

† —— Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena, G. Fischer, 1905, 76 S.

—— Die natürliche Zuchtwahl. Rivista di Sc. 1, 1907, p. 1–10.

Digitized by Google

Autoren- und Sachregister.

Der Name DARWIN wurde fortgelassen, weil er im Text fast auf jeder Seite erwähnt wird. ff. = und folgende Seiten. Dickgedruckte Zahlen weisen auf eine ausführliche Besprechung hin. Lateinische Speciesnamen sind nicht aufgeführt, sondern nur die Gattungsnamen.

A.

Abänderung s. Variation.
Abbreviation 261.
Abraxas 40, 340, 341 (Fig.).
Acacia 343.
Achatinellen 307, 378.
Adultenziffer 175.
Akkumulierender Einfluß 101, 379, 386.
Albinismus 118, 211, 364, 365.
Allantois 20.
Amblyrhynchus 401.
Ameise 20, 37, 59, 110.
Amixie 396.
Ammon 191, 268.
Amnios 20.
Anableps 66, 70, 199.
Anarhynchus 119.
Ancon-Schaf 72, **116**, 360, 407.
Anfangsstadien 76 ff.
Anodonta 105.
Anomalie 305.
Anpassung 13 ff., **421** ff., s. auch Zweckmäßigkeit.
  aktive **21**, 352.
  allgemeine 57.
  arterhaltende, äußere, innere, funktionelle usw. s. Zweckmäßigkeit.
  bei monotoner Umgebung 67.
  direkte 159, 426 ff., 452.
  Erkenntnis des Nutzens 28, 59, 79.
  gehäufte 379.
  indirekte 159.
  Klassifizierung **13** ff., 421.
  komplizierte 437.
  monotrope 421.
  Notwendigkeit ihrer Erklärung 27.
  passive **22**, 149—153, 253, 352.
  polytrope 421, 427.
  Wechselanpassung 69, 144, **154**.
Antikörper 19.
Antirrhinum 304.
Anuraea 288 (Fig.).
Apatura 219.
Apteryx 261, 262 (Fig.), 281.
Arctia 337, 338 (Fig.).
Argusfasan 24, 80, 219.
Argyroneta 84.
Arnim-Schlagenthin, v. 307.
Arrhenius 169.
Art, Begriff 317—320.
  Ursprung 34, 306.
  elementare 38, 47, 300, **318**.
  polyphyletische 42.
Artbastarde 371.
Artbildung 319.
  sprungartig 60, **103—120**.
  multiple 307.
  ohne Selection 59.
Askenasy 56, 193, 377.
Astacus 177.
Ästhetisches Empfinden 218—222.
Atavismus 54, 205, 270, 429.
Ateuchus 18, 208.
Attiden 217.
Audubon 211.
Augenmuskel 63, 64 (Fig.).
Aurivillius 205.
Ausfall von Eigenschaften 118.
Auslese s. Selection.
Äußere Faktoren 65—70.
  akkumulative Wirkung 101, 379, 386.
  bei Mimikry 142.
Autogenese 374 ff.
Autotomie 18, 439 ff.
Axolotl 260, 349.

B.

Babák 429.
Babirussa 119, 389, 390 (Fig.).
Baer, K. E. von 1, 212.
Bail 84.
Bailey 43, 160, 351.

Digitized by Google

Baldwin 97.
Baron 395.
Barrett-Hamilton 217.
Bastarde 302 ff.
Bateson 10, 27, 76, 103, 107, 113, 302—304, 360, 365, 368, 373.
Bath 56.
Belone 24.
Biene 20, 79, 81, 95, 110, 150, 151, 161, 256.
Biffen 364.
Biometriker 49.
Blastogene Eigenschaft 8, 147.
Blastovariation 316.
Blattschmetterling s. Kallima.
Blinddarm 258.
Bohm 116.
Bombinator 351.
Bonnier 435.
Bosmina 288.
Boveri 452.
Branchipus 114.
Brauer 390.
Braun 223.
Braus 351.
Bronn 1.
Brown-Séquard 349.
Brunelli 209.
Brutpflege 163.
Buchner 105.
Bumpus 126, 192.
Bunge 439.
Buttel v. 81, 110, 150.

C.

Callosamia 215.
Carcinus 126, 127 (Fig.) ff.
Catchpool 403.
Cellularselection 242—253.
Cerion 80, 104 (Fig.), 164, 291.
Cerviden 226, 227.
Cesnola 126, 130.
Chalazen 14.
Chamäleon 16, 67, 68 (Fig.).
Chitinskelet 150.
Chiton 15 (Fig.), 92, 94 (Fig.), 95 (Fig.), 122, 312.
Chrysanthemum 51 (Fig.).
Cladoceren 307.
Claparède 220.
Clessin 105.
Coaptationsproblem 144 ff., 349 ff.
Convergenz 375.
Coordination 144, 148.
Cope 147, 323, 388.
Correns 291, 309, 360, 364.
Corystes 93.
Cossmann 133, 439.
Crampton 92, 126, 129.
Crotalus 26 (Fig.).
Cunningham 2, 65, 66, 70, 128, 129, 198, 223, 228, 231, 323, 345 ff., 388, 432.

D.

Dahl 402, 407, 410.
Dall 147.
Darwinismus. Begriff 4; Übersicht 5; Tragweite und Grenzen 417 ff., 457; Einwände 9—157. Vgl. Inhaltsverzeichnis.
Dauerfähigkeit 421.
Davenport 93, 292, 360 ff., 365, 368, 369, 418.
Deegener 204, 214.
Degeneration 266.
Delage 2, 53, 63, 103, 163, 186, 242, 244, 248, 266, 324, 395.
Delboeuf 395.
Demokrit 132.
Determinanten 257, 269, 272—283, 328—336, 338.
Detto 324, 334, 336, 421 ff., 430, 434.
Diabetes 83.
Diadema 213.
Dinarda 59.
Distomum 162.
Dodel-Port 84.
Döderlein 388, 389.
Dohrn 93.
Domestikation 37, 39.
Dominanz 359 ff.
Vorausbestimmung 364.
unvollkommen 369.
Doncaster 40.
Douglass 217.
Draba 286, 291, 306, 416.
Dreyer 1, 29, 30.
Driesch 2, 132, 284, 422, 425, 427, 439 ff.
Dufour 409.
Durchschnittsziffer 180.
Dürigen 217.
Dybowski 222, 307, 419.

E.

Echidna 64.
Ectogenese 374 ff.
Ehrenfels, v., 88, 175.
Eidechsen 18, 443.
Eigengesetzlichkeit 439 ff.
Eimer 1, 2, 29, 30, 114, 133, 140—143, 233, 235, 268, 275, 280, 323, 379, 383 ff., 432, 467.
Eizahn 20.
Election 36, 38.
Elementareigenschaften 3, 247.
Elephas 138.
Elimination 36, 161.
cormale 161.
— s-Experimente 125.
katastrophale 161 ff.
natürliche 166.
oberes, unteres Gebiet 191 ff.
personale 161, 166 ff.
— s-Wert 78.
Emery 29, 38, 112, 113, 226, 267, 270, 274, 275, 324, 347, 388.

Digitized by Google

Empfindlichkeit der Keimdrüsen 87—90.
Engelmann 428.
Entelechie 380, 446.
Enten 24.
Entwicklungshemmung 227, 230.
Erblichkeit s. Vererbung.
Erhaltungstrieb 425, 431.
Erregungsorgane 202, 209 ff.
Escherich 110, 409.
Eversmann 204.
Exocoetus 96.
Experimente über Selection 125—131.
Exzessive Bildungen 37, 389 ff.

F.

Familienauslese 44, 49.
Farben, biologische 222, 225, 235.
konstitutionelle 222, 225.
optische 219.
zum Schutz 235.
Farbenphotographie 139, 459.
Federley 342.
Fickert 235.
Fierasfer 454.
Finalität 441.
Finne 21.
Fischel 443.
Fischer 11, 85, 114, 141, 323, 329, 332, 337—339, 349.
Fleischmann 1, 2, 10, 122, 124.
Flughaut 92, 436.
Fluktuation s. indiv. Variation.
Focke 105, 292, 317.
Forel 111, 229.
Forficula 80, 81 (Fig.), 373.
Formenketten 393.
Formol 101.
Francé 191, 323, 439 ff., 450.
Franz 105.
Frech 169.
Frostspanner 257 (Fig.), 260.
Fruchtbarkeit 163.
der Kulturrassen 37. 42.
Variabilität der — 87.
Fruwirth 37, 45, 46, 85, 290.
Fuchs 11.
Funktionelle Anpassung 19, 242, 424, 428.
Funktionserweiterung 93.
Funktionswechsel 93 ff.

G.

Gaidukov 428.
Galeopithecus 436.
Galton 8, 49, 52, 73, 284, 324, 333.
Galton-Kurven 279, 373.
Gametenreinheit 362.
Gammarus 222, 307, 416, 419.
Gätke 167.
Gebrauch 19, 96, 146.
Gebrauchswirkungen, Begrenztheit der 454.
Geburtenüberschuß 7, 322.
Gedächtnis 334.
Geddes-Thomson 223, 232, 239.
Gegenbaur 64.
Gegner der Selectionstheorie 1, 2.
Gemse 82.
Generationswechsel 109.
Germinalselection 272 ff.
Geschlechtscharaktere, sekundäre 198 ff.
Geschlechtsorgane; Empfindlichkeit 89, 119.
Geschmack der Weibchen 220.
Getreide 48.
Geweih 26, 227.
Gewohnheit 385.
Gewöhnung 19, 102.
Giard 228, 395.
Giftdrüsen 24.
Giraffe 82, 123, 136, 147.
Glaser 431.
Gleichgewicht, organisches 189.
Glykogen 14.
Goette 2, 28, 65, 181, 324, 383, 402.
Goldfisch 116.
Goldfuß 105.
Gott 438, 458.
Groos 210, 218.
Groß 107, 251, 292.
Gruppenmerkmale 57.
Gryllotalpa 152.
Gulick 88, 97, 160, 164. 194—197, 220, 378, 396, 398. 409, 462.
Günther 102, 152, 209, 210, 220, 275, 280, 324.

H.

Haacke 2, 183, 186, 268, 323, 379, 388.
Haase 233.
Habitusänderungen 299, 313.
Haeckel 31, 146, 158, 315, 324, 332, 379, 385, 417, 421, 422, 433, 457.
Haecker 69.
Hagmann 401.
Halmatogenesis 114.
Hamann 56, 382.
Hancock 203.
Harrison 93.
Hartmann, v. 29, 30, 35, 56, 88, 103, 133, 246, 275, 439 ff.
Hartmann, J. D., 312.
Hatschek 324, 331, 332.
Headley 388, 398.
Hectocotylus 199 (Fig.).
Hegar 226—229.
Heincke 182, 187, 388, 401.
Helix 80, 245, 292, 314.
Heloderma 24.
Hemmungsbildungen 429.
Henslow 29, 385, 388, 432.
Hepialus 214.

Digitized by Google

Herbst 90.
Hering 187, 188, 401.
Hering 332, 334.
Hertwig 323, 332, 460.
Heterogenesis 61, 108—112.
Heymons 18, 114.
Hieracium 306.
Hilfsprinzipien zur Erreichung der Selectionswertigkeit 90 ff.
Hilgendorf 107, 137.
Hilzheimer 269.
Hink 365.
Hipparion 320.
Histonalselection 242—253.
Hofer 89, 431.
Hofmeister 103.
Holliday 110.
Holmes 148, 424, 425.
Holtermann 432.
Houssay 395.
Huber 76.
Huf 15 (Fig.).
Hühner: Rassen **39** (Fig.), fünfzehig 118 (Fig.), 303, **368**, 369, 391, 392 (Fig.).
Hummer 89.
Humphrey 116, 407.
Hungerexperimente 248.
Hurst 369.
Hutton 166, 212, 260, 385, 401, 403.
Huxley 457.
Hyatt 107, 147.
Hydra 401.
Hydrophilus 84.
Hypertrophie 245.

I.

Ibis 212, 371.
Inaktivität s. Nichtgebrauch.
Indifferente Merkmale 34, 56, 57, 95.
Individualauslese 44, 46.
Induktion, parallele, somatische 336.
Instinkt 17.
Interspezialkampf 161, 171 ff.
Intralkampf 242—253.
Intraselection 242—253.
Intraspezialkampf 161, 183 ff.
— geleugnet 66.
Involution 262.
Inzucht 89.
Isolation 37, 135, 164, 323, 367, 396—416.
auf demselben Gebiet 398 ff.
biologische 398.
geographische 396 ff.
sexuelle 402 ff.
Isolierung 44.

J.

Jacobi 95.
Jaeger 31, 155, 158, 202, 206, 212, 233, 240.
Jaekel 2, 113, 323, 378, 381, 387, 455.
Jameson 182.
Jennings 430.
Jensen 11, 58, 107, 324, 382, 393, 423.
Johannsen 46, 47, 73.
Jordan, A. 416.
Jordan, D. S. 415.
Jordan, K. 407, 410, 414 ff.

K.

Kallima 23 (Fig.), 139—143 (Fig.), 149, 152, 352.
Kammerer 429.
Kampf der Männchen 2, 207.
— der Teile 70, 242—253, 272—283.
Kampf ums Dasein, agressiver 172 ff., 183, 184.
Begriff 158—160.
dreifache Wirkung 417.
experimentell untersucht 125—130.
extral 167.
Folgen des — 194.
Gleichzeitigkeit verschiedener Formen 188.
Intensität verschiedener Formen 189.
interspezial 161, 171 ff.
intervarietal 161, 171 ff.
intraspezial 161.
Konkurrenz — 172 ff., 185.
konstitutional 161, 167 ff.
nicht analysierbar 122 ff.
verschiedene Formen 157 ff.
Kanarien 40, 41 (Fig.).
Känguruh 259 (Fig.).
Kaninchen 54.
Kassowitz 2, 36, 76, 84, 181, 197, 268, 281, 323, 332.
Kastration 226 ff.
Katastrophale Elimination 126.
Katze 53, 54.
Keimplasma 248.
stummelschwänzig 61, 118, 264.
Kellogg 79, 125, 229.
Kennel 118, 238, 239, 241, 260, 264, 347, 383.
Kersten 385.
Klebs 10, 32, 291, 381, 443.
Klee 85.
Klimaschwankungen 169.
Knatz 241.
Knoblauchkröte 444 (Fig.).
Knochenspongiosa 14, 243.
Knuth 86.
Koelliker 1, 9, 61, 76, 103, **108** ff., 133, 324, 381.
Koenig 408.
Koken 417.
Kolibri 221, 223, 389.
Konkurrenz 33.
Konstanz s. Vererbung.
Konstitution 84, 393.
schwächlich bei Bastarden 406.
sexuelle 42, 232—239.

Digitized by Google

Korrelation 3, 13, 34, 90, 205, 393.
Aufhebung der K. 93.
— der Mutationen 310.
— der sekundären Geschlechtsmerkmale 226—232.
— der Variationen 147.
— zur Erreichung der Selectionswertigkeit 90, 92, 130.
Korschelt 425, 443.
Korschinsky 2, 56, 59, 115, 119, 292, 309, 378.
Krakatau 165.
Kramer 212, 232.
Krâsan 28.
Kreuzung bewirkt Atavismen 54.
— bewirkt Mischung 136, 140, 369.
Vererbungsgesetze bei — 356 ff.
verwischender Einfluß der — 370.
Kreuzungssterilität 396, 403 ff.
Kreuzungsunmöglichkeit 409.
Krisen im Kampf ums Dasein 82.
Krönig 131.
Kropotkin 170, 190.
Kühn 53, 364.
Kurven 278 ff.

L.

Lacerta 95, 217.
Lagopus 10.
Lamarck 5, 7, 146, 284, 321, 379.
Lamarckianer 323.
Lamarckismus, Inhalt 5, 8, 271, 349 ff., 449 ff.
Bedeutung 33.
Ersatz für L. 98.
Gegensatz zum Darwinismus 426 ff, 453.
Vieldeutigkeit 449.
Lameere 199, 220, 237.
Lamellicornier 26, 209.
Lang 73, 245, 292, 314, 324, 406.
Lathyrus 302.
Lebenskraft 380.
Leche 350.
Le Couteur 44.
Leptothorax 110 (Fig.), 304.
Lepus 177, 401.
Limnaea 105.
Linden, v., 388.
Loeb 430.
Lomechusa 166.
Lönnberg 177, 401.
Lotsy 13, 103, 292, 299, 302, 324.
Loxia 119.

M.

Machetes 223.
Macropus 259.
Malaria 86.
Männeropfer 240.
Mantis 130.
Marshall 138.
Massenauslese 44, 49.
— vernichtung 66, 162.
Matschie 182.
Matthiola 303.
Mauchampschaf 116.
Maulwurf 28, 29, 97.
Mayer 215, 349.
McCracken 360, 363.
McDougal 291, 302.
Mehnert 247, 261.
Melanismus 117, 368.
Mendelom 359, 361.
Mendels Regel 48, 135, 211, 357 ff., 412.
Merckel 105.
Metakinese 113.
Metamorphose 111, 112, 114.
Metcalf 207.
Michaelsen 178.
Milchdrüsen 100.
Mimikry 22, 23 (Fig.), 140, 143.
Mirabilis 369.
Mivart 76, 186.
Möbius 218.
Moll 291.
Monodon 249.
Moorhuhn 10.
Morgan, Lloyd 78, 97, 124, 161, 166, 212, 268, 292, 375, 388, 407, 425, 432.
Morgan, Th. 220, 224, 324, 363, 432, 443.
Morphologische Merkmale 56.
Mosaikvererbung 359, 368.
Mrázek 119, 120.
Müller 230, 457.
Müller de la Fuente 274, 280, 328.
Murmeltier 18.
Mutation 74, 76, 224.
— skreuzungen 359, 360.
— stheorie 283—322.
Myrmecophaga 96, 259.

N.

Nägeli 86.
Nägeli, C. v. 1, 9, 29, 30, 36, 56, 76, 131, 155, 186, 292, 306, 315, 324, 377, 382, 416, 422, 432.
Nectarien 96.
Neodarwinisten 324.
Neotänie 61.
Neumayr 107, 312, 388.
Nichtgebrauch 255, 256, 257.
Nußbaum 64, 115.

O.

Ökogenese 421, 426.
Ökologismus 421.
Ökonomie der Ernährung 258 ff.
Oenothera 106, 286 ff., 293 ff., 359 ff.
Ontogenie 20, 109, 118.
— der rudimentären Organe 261 ff.
— ohne Intralkampf 248.
— parallel der Phylogenie 353.

Digitized by Google

Organisation, Einheitlichkeit der 13, 148.
— smerkmale 56.
Ornithoptera 214.
Ornithorhynchus 64.
Orthevolution 374 ff., 458.
Orthogenese 99 ff., 140, 258, 274, 379, 383—388.
Orthoselection 377, 386 ff., 419.
Ortmann 38.
Osborn 97, 147, 323, 388, 432.
Oscillarien 428.
Ostwald 11.
Otaria 217.
Otterschaf 116.
Oudemans 229.

P.

Paehler 81.
Pagurus 151, 255, 258.
Paläontologie 107, 147, 393.
Pancreas 83.
Pangenesis 5, 265, 284 ff.
Panmixie 254—271.
Papilio 183, 234, 410.
Parra 24, 25 (Fig.).
Parthenogenese 24.
Pauleke 251.
Pauly 2, 3, 323, 439 ff., 450, 467.
Paussiden 106.
Pearson 49, 88, 125, 175, 233.
Peckham 216, 236.
Pedigreeauslese 44.
Pelobates 245.
Petersen 408, 410.
Pfau 219.
Pfeffer 2, 36, 38, 65—70, 159, 162, 163, 168, 176, 178—180, 186, 244, 249.
Pferd 259 (Fig.).
Pflüger 12, 410.
Phagocyten 249.
Philosamia 129.
Phönixhühner 392 (Fig.).
Phylogenie, Schnelligkeit der 3.
Parallelismus mit Ontogenie 353.
Pictet 89, 333, 400.
Piepers 143, 234, 388.
Pigmentmangel 344.
Piranga 212.
Pisumtypus der Vererbung 361.
Pithecanthropus 91.
Planaria 120 (Fig.), 177.
Plancton 68, 69, 87.
Planorbis 107, 137, 416.
Platalea 212.
Platt Ball 123, 267.
Pleuronectiden 344, 345 (Fig.) ff.
Ploetz 125, 161, 167.
Polymorphismus 109—112, 304.
Population 73.
Poulton 126, 130, 138, 213, 234, 237, 238.
Prämutation 301.
Präponderanz 233 ff.
Prävalenz 361.
Preyer 431.
Progressionsgesetz 376.
Proteus 262.
Przibram 151, 444.
Pseudohereditäre Nachwirkung 289.
Psycholamarckismus 450 ff.
Psychovitalismus 440, 448.
Putzscharte 151.

Q.

Quetelet 73, 75, 278.

R.

Rabl 332.
Radiolarien 69.
Rasse, erblich konstant 52, 53.
Halb-, Mittel-, Schwachrasse 305, 316.
Hühner 39 (Fig.).
Kanarien 41 (Fig.).
Schafe 53.
Rassengefühl 399, 407 ff.
Ratte 177, 182.
Raupenkrankheit 85.
Ray Lankester 268.
Reciproke Organe 203.
Recognition marks 201.
Reflexe 16, 17, 18.
Regeneration 19, 425, 443.
Regression 52, 73.
Regulation 19, 424.
Reichenau 208, 212, 237, 241.
Reid 270.
Reinke 36, 38, 76, 439 ff.
Reinzucht 37, 38.
Reischeck 184.
Reizleitung 332 ff.
Reizwirkung 252.
Retardation 261.
Rezession, rezessiv 359 ff.
Riesenhirsch 146.
Rignano 280, 331, 332, 334.
Rind 54.
hornlos 61, 118, 264.
Rolph 189.
Romanes 31, 34, 78, 254, 263, 266—270, 324, 396, 403 ff., 432, 462.
Rörig 226.
Rosa 73, 76, 388, 393.
Röse 91.
Rosen 416.
Roux 19, 31, 32, 242—253, 272, 324, 421 ff., 431, 443.
Rückbildung der Flügel bei Schmetterlingen 238, 241.
Rückschlag s. Atavismus.
Rudimentäre Organe 205, 241, 254—271, 346—348.
Rudimentation, langsame 256 ff
Entstehung durch Panmixie 267.
— plötzliche 264.
Ryder 147.

Digitized by Google

S.

Saisondimorph 193.
Salamandra 95, 429.
Samter 114.
Sarasin 34, 312, 382, 393.
Sars 307, 416.
Saunders 303.
Scarabaeus 95.
Schaf 53, 54.
Schauinsland 178.
Scheinvererbung 289.
Schiemenz 431.
Schilddrüse 79, 80, 288, 332.
Schilde 213.
Schillerglanz 90.
Schimkewitsch 292.
Schimper 430.
Schlafbewegung 343.
Schlangen 271.
Schmankewitsch 114.
Schmuckfarben 215 ff., 235.
Schneider, K. C. 2, 122, 218, 439 ff.
Schröder 184, 292, 340 ff., 395.
Schübeler 289, 349.
Schutzfärbung 82.
Schutzorgane 201, 207.
Schwalbe 233.
Schwanz der Säuger 96.
Schwein 22 (Fig.).
Schwendener 432, 460.
Scott 107, 312, 388, 393.
Secretion, innere 79, 226, 332.
Seeigel 90.
Seitz 214.
Selbständigkeit der erblichen Merkmale 358.
Selbstgestaltung 243.
Selection, amicale 37, 166.
anorganische 11, 464.
cellulare 242—253.
coincidierende 97 ff.
cormale 198.
dezimierende 419.
eigentliche 38, 166.
fekundative 88, 175.
germinale 198, 272—283.
histonale 198, 242—253.
katastrophale 161 ff.
konstitutionelle 168.
künstliche 7, 36, 43, 54.
natürliche 7, 36, 54, 161, 166 ff., 283, 457 ff.
organische 97 ff.
personale 166, 198.
physiologische 403 ff.
qualitätslose 162.
reproduktive 88, 175.
sexuelle 8, 166, 198—242.
umgekehrte 258.
unbewußte 36, 37, 167.
Selection als Isolation 47.
Aufhören der 254.
— bewirkt Steigerung 47 ff.
Dauer der Steigerung 49.
erbliche Konstanz nach 52.
— erklärt nur Anpassungen 34.
Methoden der 44, 45 (Fig.).
— nicht exakt zu begründen 122 ff.
— schafft positiv 34, 420.
Schnelligkeit der Wirkung 40.
— von komplizierten Organen 60 ff.
— von Sprungvariationen 61.
Verhältnis zum Lamarckismus 453 ff.
» zur Konstanz 52, 56.
» » Variabilität 31, 32.
Selectionswert 78 ff., 122, 136, 186.
Sellheim 227.
Semon 324, 326, 331—334, 343.
Semper 377.
Shireff 44.
Shitkow 368.
Simultanreiz 326.
Single variations 72, 74.
Siredon 111 (Fig.).
Situationsvorteil 162.
Skeptizismus 124.
Skertchly 214.
Solifugen 18.
Solms-Laubach 292.
Somation 44, 52, 287, 321.
Somatogene Eigenschaft 8, 147, 232.
Soule 215.
Specht 22 (Fig.), 351 (Fig.).
Specifische Merkmale 462.
Spencer 12, 29, 76, 98. 123, 124, 146, 160, 186, 255, 268, 323.
Spengel 324, 421, 422, 433.
Sperling 126.
Spinnen 216.
Sports 72, 74.
Sprungartige Entstehung von Organen 60, 264.
Spuler 275, 282, 377.
Standfuß 40, 114, 228, 292, 337, 398, 399, 408, 410.
Standortsmodifikation 315.
Steinach 229.
Steuer 115.
Stolzmann 221, 240.
Strasburger 324.
Stringops 184.
Strodtmann 87.
Survival of the fittest 160.
Svalöf 48, 53.
Symbiose 60.
Symmetrie 250.
Syrrhaptes 26.

T.

Tapirus 138.
Tastempfindlichkeit 123.
Tayler 98, 375.

Digitized by Google

Temperaturexperimente 337.
Testacella 24, 25.
Texasfieber 86.
Theologische Erklärung der Anpassungen 438.
Tiefsee 68, 390, 391 (Fig.).
Tornier 245, 260, 323, 332, 443.
Trachee 15 (Fig.).
Trematoden 20.
Trigla 93, 94 (Fig.).
Triton 245 (Fig.).
Trophische Reize 244 ff.
Tropismen 430.
Tschermak 360, 364.
Tsetse 86.

U.

Übergänge 104.
Überschuß an Lebenskraft 235 ff.
Übervölkerung 168.
Unfruchtbarkeit 37, 40, 42, 403 ff.
Universelle Organe 96.
Unzweckmäßigkeit 39, 40, 245, 425, **442**.
Uria 408.

V.

Vallisneria 61, 62 (Fig.), 96.
Variabilität 3, 30, 32, **70—76**, **103—120**, 135, **372—396**.
korrelative 147.
nach Panmixie 266.
progressiv reduziert 393.
Variation, analoge 389.
beständig umschlagende 304 ff.
bestimmte 6, 71.
bestimmt gerichtete s. Orthogenese.
blastogene 8, 147.
degressiv 319.
diskontinuierlich 103—120, 220, 373.
Einteilung nach Darwin 6, 74, 285.
erbliche 316.
exzessive 389.
fluktuierende 6, **71—75**, **285**, 315.
der Fruchtbarkeit 87.
harmonische 148.
individuelle 6, **71—75**, **285**, 315.
von Knospen 61, 72.
kontinuierliche 103—108, 373.
korrelative 147.
meristische 103.
Minus- 268.
mutative 74, 106, **283—322**.
nicht erbliche s. Somation.
parallele 389.
pathologische 119.
Plural- 135, 394 ff.
Plus- 268.
progressive 117, 298, 319.
regressive 118, 298, 319.
schrittartige 103, 316.
selectionswertige 81 ff.
Singular- 394 ff.
Variation, somatogene s. Somation.
Spielraum der — 192.
spontane 6, 72.
sprungartige 61, 72, **103—120**, 220, 291, 314, 316.
stoßartig 291, 313.
Übersicht der — 74, 315, 373.
unbedeutende 76 ff., 124, 186, 219.
unbestimmte 6, 72, 135, 374 ff.
Ursprung der — 29, 32, 464 ff.
wahrscheinlich vorhandene 134 ff.
Variationsbreite 430.
Verdrängung 177.
Vererbung 3, 231, 251, 284.
alternative s. Mendelsche.
Einheit der — 358.
Erlöschen der — 261 ff.
erworbener Eigenschaften 8, 146, 149 ff., 256, 259, **323—356**.
Gesetze der — 356 ff.
Hypothese der — 328 ff.
intermediäre 357, 360, 363, 369, 371.
kleiner Variationen 314.
Konstanz der — 52.
Mendelsche 357 ff., 394.
mosaikartige 359, 368.
pseudohereditäre 289.
nach Selection 52.
spaltende s. Mendelsche.
ungünstiger Reizwirkungen 258.
Vermehrungsziffer 175.
— vegetative 290.
Vernichtungsziffer 175.
Vernon 407, 432.
Vervollkommnungsprinzip 377.
Vicinismus 38.
Vilmorin 40.
Virchow 12.
Vitalismus 148, 377, 380, **439** ff.
Vogelei 14, 15 (Fig.).
Vogelfeder 14.
Vogelfuß 14.
Vogt 31.
Voigt 177.
de Vries 3, 6, 30, 38, 40, 44, 47—50, 53, **71—77**, 85, 106, 107, 116, 146, 167, 180, **283—322**, 324, 360.

W.

Waagen 312, 378.
Wagner, A. 439 ff., 450, 451.
Wagner, M. 388, 396, 413 ff.
Wahl der Weibchen 211 ff., 224.
Wal 14, 17 (Fig.), 67, 99, 100, 256, 263, 436.
Wallace 8, 31, 32, 123, 125, 136, 145, 192, 201, 219, 220, 235 ff., 324, 404 ff., 411, 457, 462, 467.
Walther 464.
Warming 432.
Wasmann 37, 53, 59, 77, 106, 107, 110, 134, 378, 438.
Wechselanpassungen 144.

Digitized by Google

Wegele 19.
Weibchen, inferior und primitiv 238 ff.
Weigelt 11.
Weisheitszahn 258.
Weismann 8, 31, 32, 49, 97, 100, 123, 124, 139, 146—154, 175, 180, 193, 218, 242. 248, 253, 254 ff., 272—283, 284, 292, 324 ff., 341 ff., 375, 387, 388, 411, 425, 434, 457, 467.
— Germinalselection 272 ff.
Welch 427.
Weldon 49, 92, 126—130, 292.
Werbemittel 224.
Wettstein, v. 193, 324, 432, 451, 463.
White 291.
Whitman 388.
Widerstandskraft s. Konstitution.
Wiener 139.
Wigand 29, 36, 76, 103, 133, 155, 158, 181, 222, 374.
Wille 289.
Wolff 2, 21, 29, 32, 60, 62, 244, 246, 253, 268, 270, 275, 280, 283, 323, 374, 417, 423, 427, 432, 439 ff., 462.
Wunder 438, 445.
Wundt 29, 30.

Z.

Zea-Mendelom 359, 361.
Zellverstand 448.
Ziegler 271, 324, 342, 347 ff.
Zielstrebigkeit 439.
Zuchtwahl s. Selection.
Zufall 131—134, 458.
Zugvögel 82.
Zurückschlagen 53.
Zweckmäßigkeit, anorganische 11, 464.
arterhaltende 19.
äußere 16, 246.
Begriff der — 7.
Erklärung durch Darwin 7, 457.
» » Lamarckismus 449 ff.
» » Theologie 438.
» » Vitalismus 439 ff.
als Forschungsproblem 11 ff.
kein » 9 ff.
funktionelle 19, 242 ff., 424, 428.
innere 14, 243 ff.
instinktive 16.
Klassifizierung 13 ff.
ontogenetische 20.
primäre 421 ff., 453.
reflexive 16, 424.
sanative 19, 424, 428.
Struktur — 14, 243 ff.

Digitized by Google

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

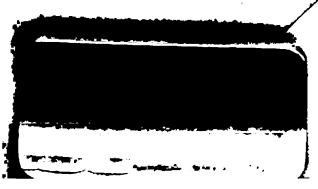
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

CT 201918



Digitized by Google

Digitized by Google